MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING

DEEL 28

H. VEENMAN & ZONEN - WAGENINGEN - 1924

INHOUD.

1. H. A. A. VAN DER LEK: Over de wortelvorming van houtige stekken.

2. J. H. H. VAN DER MEER: Verticillium-Wilt of herbaceous and woody plants.

MEDEDEELINGEN VAN DE LANDBOUW-HOOGESCHOOL TE WAGENINGEN (NEDERLAND)

ONDER REDACTIE VAN EEN COMMISSIE
UIT DEN SENAAT
SECRETARIS PROF. DR. G. GRIJNS

DEEL 28
VERHANDELING 1

OVER DE WORTELVORMING VAN HOUTIGE STEKKEN

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

DOOR

H. A. A. VAN DER LEK

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN

GEDRUKT TER ALGEMEENE LANDSDRUKKERIJ

INHOUD

Bladz.

Hoofdstuk I. Inleiding en literatuuroverzicht. 1
„ II. Morphologisch-anatomische opmerkingen . 76
„ III. Ribes nigrum; morphologisch-anatomische waarnemingen 82
„ IV. Ribes nigrum; physiologische waarnemingen 93
„ V. Salix en Populus; morphologisch-anatomische waarnemingen 105
Salix 105
Populus 109
„ VI. Salix en Populus; physiologische waarnemingen. 113
Verslag der proeven 123
„ VII. Vitis vinifera; morphologisch-anatomische waarnemingen 133
„ VIII. Vitis vinifera; physiologische waarnemingen 145
Verslag der proeven 160
„ IX. Algemeene resultaten en beschouwingen . 174
Overzicht der resultaten. 201
Literatuur 204
Summary 211
Verklaring der platen (Explanation of plates).

HOOFDSTUK I

INLEIDING EN LITERATUUROVERZICHT

INLEIDING

Bij het vegetatief vermenigvuldigen der tuinbouwgewassen neemt het stekken een belangrijke plaats in. Sedert onheugelijke tijden wordt deze methode op tal van soorten toegepast. In de laatste jaren is van meer dan een zijde gewezen op het groote belang van genetisch gelijk plantmateriaal voor onderstammen, in het bijzonder voor verschillende fruitsoorten en men heeft op velerlei wijzen getracht zich dit te verschaffen. Onderzoekingen in deze richting zijn ook aan het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt in gang. De beteekenis van de vegetatieve vermenigvuldiging der houtgewassen is hierdoor weder toegenomen. Indien ook al andere methoden, vooral de vorming van afleggers, hierbij een belangrijke rol spelen, het stekken heeft hiernaast zijn beteekenis gehouden. De reden hiervan ligt voor de hand: het is een zeer eenvoudige werkwijze en maakt een snelle vermeerdering op groote schaal mogelijk. Men heeft dan ook getracht haar toe te passen op gewassen waarbij men tot nu toe in den regel andere vermeerderingswijzen gebruikte. Hieronder zijn er echter, en wel juist van de oeconomisch allerbelangrijkste (Pomoideae, Prunoideae), die, gestekt, blijkbaar zeer moeilijk wortel vormen. Men heeft getracht ook voor deze planten de methode bruikbaar te maken, zoo b.v. door de „Nurse-root" methode, waarbij men de stek tijdelijk voorziet van een hulpwortel (waarop ze dus geënt wordt), die verwijderd wordt, wanneer de stek zelf wortels gevormd heeft. (Zie SHAW, 1919). Ook heeft men reeds gezocht naar bepaalde behandelingswijzen, waardoor men den wortelgroei van stekken zou kunnen bevorderen (CURTIS, 1918; SMALL, 1923).

In verband met dit alles wekt het eenige bevreemding, dat men in de tuinbouwliteratuur slechts zeer weinig kan vinden, wat op de wortelvorming der stekken betrekking heeft. Eenigszins nauwkeurige beschrijvingen van de ontwikkeling der wortels en de plaats, waar zij aan de stekken ontstaan, zoekt men te vergeefs; ook met betrekking tot de factoren, die de wortelvorming beïnvloeden, vindt men niet veel meer vermeld dan vage algemeenheden.

In de botanische literatuur is weliswaar meer te vinden. Veel hiervan staat echter slechts zijdelings met ons onderwerp in verband. Een nauwkeurige studie en beschrijving van de wortelvorming zelf, hetzij anatomisch-morphologisch, hetzij physiologisch, is hierbij zelden of nooit de bedoeling. De onderzoekingen zijn in den regel gericht op bepaalde problemen en ingesteld ter toetsing van zekere theoretische beschouwingen. Men ziet hierbij dan ook, dat in vele gevallen steeds weer dezelfde planten gebruikt worden zoo in het bijzonder de *Salix*-soorten, die, sedert MALPIGHI de wortelvorming aan een wilgestek beschreef en afbeeldde, geliefde proefobjecten gebleven zijn.

Dat er hier inderdaad een groote leemte bestaat, blijkt wel ten duidelijkste, waneer wij opslaan, wat b.v. MOLISCH in zijn „Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei" vermeldt betreffende de wortelvorming aan stekken:

„Wird ein Sprosz von der Mutterpflanze abgetrennt, mit seiner Schnittwunde in feuchten Sand gesteckt, so tritt nach einiger Zeit Bewurzelung ein. Auf den Wundreiz hin tritt zuerst ein Vernarbungsgewebe — Kallus genannt — auf, das die Wunde zunächst abschlieszt". Na dan over het callus even te hebben uitgeweid, vervolgt hij: „In dem ursprünglich ziemlich gleichartigen Kallusgewebe oder knapp darüber bilden sich bald die Vegetationspunkte für die Wurzeln (manchmal auch für die Sprosse) heraus und diese treten dann entweder aus dem Kallus oder etwas darüber aus dem Stengel hervor". Deze voorstelling, die wel in hoofdzaak beantwoordt aan die, welke algemeen in de praktijk gangbaar is, is in haar algemeenheid niet juist; zij geeft ons volstrekt geen denkbeeld van de regelmatigheden, welke ook hier heerschen, evenmin als van de verscheidenheid, die men opmerkt, wanneer men met een aantal verschillende planten werkt.

Het kwam mij gewenscht voor te trachten deze leemte aan te vullen. Het belang van een nauwkeurige kennis van de wortelvorming der stekken voor de praktijk van den tuinbouw behoef ik na het voorafgaande nauwelijks toe te lichten.

Aan den anderen kant bleek spoedig, dat het onderwerp ook zuiver botanisch beschouwd, zoowel naar de morphologisch-anatomische als naar de physiologische zijde, stof voor velerlei onderzoek opleverde. Ik stel mij dan geenszins voor met het hier gepubliceerde de genoemde leemte in onze kennis geheel aangevuld te hebben. In de eerste plaats moet ik opmerken, dat de groote verscheidenheid, die zich ook hier voordoet, mij spoedig dwong tot beperking. Ik begon het onderzoek met een groot aantal verschillende houtgewassen en verzamelde hieromtrent reeds een aantal gegevens, doch bepaalde mij later tot een

betrekkelijk gering aantal: eenige *Salix*- en *Populus*-soorten, *Ribes nigrum* en *Vitis vinifera*. Doch dan ook wat de eigenlijke richting betreft, waarin zich het onderzoek bewoog. Aanvankelijk heb ik het meer van de physiologische zijde aangevat. Het was vooral het vraagstuk van den invloed der knoppen en hun ontwikkeling op de wortelvorming, wat mijn aandacht trok.

Gedurende den loop van het onderzoek werd ik getroffen door zekere regelmatigheden in het optreden der wortels, klaarblijkelijk van morphologisch-anatomischen aard. Deze deden mij de noodzakelijkheid gevoelen bij de verschillende objecten, waarmede ik werkte, ook een oriënteerend anatomisch onderzoek in te stellen. Het komt mij voor, dat over het algemeen bij de bovenvermelde botanische onderzoekingen aan den anatomischen bouw der planten te weinig aandacht is geschonken; in vele gevallen zouden wellicht de theoretische beschouwingen eenvoudiger en helderder zijn geworden, indien men zich beter op de hoogte had gesteld van den inwendigen bouw van het proefobject.

Bij dit anatomisch onderzoek kwam ik spoedig op de wortelbeginsels. Het is wel merkwaardig, dat men aan deze biologisch toch zeer interessante orgaanreserven, die reeds in 1846 door TRÉCUL ontdekt zijn, zoo uiterst weinig aandacht heeft geschonken. In de geheele botanische literatuur heb ik geen enkele afbeelding [1]) ervan gevonden; zelfs VOECHTING, die langdurige en uitgebreide onderzoekingen met *Salix*-stekken verrichtte, heeft het blijkbaar niet noodig geacht zich van den bouw der wortelbeginsels en hun verspreiding in den stengel eenigszins nauwkeuriger op de hoogte te stellen.

Ik heb eenige *Salix*- en *Populus*-soorten op het voorkomen van wortelbeginsels onderzocht en heb getracht de plaatsing daarvan in den stengel met den geheelen anatomischen bouw in verband te brengen. Ik moet hier echter onmiddellijk aan toevoegen dat dit onderzoek geheel en al een oriënteerend karakter had. De wortelbeginsels van *Salix* en *Populus*, de wijze waarop zij ontstaan, hun bouw en hun verspreiding in den stengel, zou op zich zelf stof kunnen opleveren voor een uitgebreid onderzoek.

Eenigszins uitvoeriger zal ik ingaan op de wortelbeginsels van *Ribes nigrum*. Deze waren — ofschoon de grootste reeds met het bloote oog zichtbaar zijn — voor zoover ik heb kunnen nagaan, nog niet bekend. Het kwam mij voor, dat in dit geval de anatomische bouw van den stengel alleen reeds grootendeels de verklaring opleverde voor de regelmatigheden in de wortelvorming der stekken met name van de opvallende afwijkingen van de „wetten" der polariteit. Om die reden ben ik hierop wat dieper ingegaan.

[1]) Alleen misschien bij MALPIGHI (zie pag. 6).

Over het geheel zal men zien, dat het verband tusschen den anatomischen bouw der planten en de verschijnselen der wortelvorming een van de leidende gedachten van mijn onderzoek geweest is.

Ik ben er mij van bewust, dat door dit onderzoek nog slechts een begin gemaakt is met de bewerking van dit gebied. Ik vlei mij echter met de hoop, dat toch eenige algemeene gezichtspunten naar voren zijn gebracht, die voor het verdere onderzoek van belang kunnen zijn.

Over den gang van het onderzoek nog een enkel woord: Het werk werd begonnen onder de hoogst ongunstige omstandigheden, waarin het laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt aanvankelijk heeft moeten werken, met een minimum van zeer primitieve hulpmiddelen. Gaandeweg is hierin verbetering gekomen; een deel van het anatomisch werk is ten slotte verricht in het nieuwe laboratorium en met de hulpmiddelen, die tegenwoordig voor dit werk onmisbaar zijn. Een zekere ongelijkheid in de bewerking van de verschillende deelen van mijn onderzoek moge hierin ten deele hun verklaring vinden.

LITERATUUROVERZICHT.

Het hier volgende literatuuroverzicht is, zooals men zal opmerken, vrij breed opgevat. Het beperkt zich niet geheel tot de grenzen, waarbinnen zich het onderzoek beweegt. Het kwam mij nuttig voor de literatuur, die op mijn onderwerp betrekking heeft en ook die, welke er meer zijdelings mee samenhangt, in een geordend verband bijeen te brengen en eenigszins uitvoerig te refereeren. Ik hoop, dat deze studie daardoor haar waarde zal hebben voor ieder, die zich op dit gebied wenscht te oriënteeren.

Ik heb hierbij aan de oude literatuur meer aandacht geschonken dan men over het algemeen pleegt te doen. Het komt me voor, dat hierin meer belangrijks te vinden is, dan men gewoonlijk wel vermoedt. Moge veel hiervan alleen historische beteekenis hebben, ongetwijfeld zijn er ook denkbeelden en gegevens in te vinden, die ook nu nog hun waarde hebben. [1])

[1]) „Denn in jenen grundlegenden Schriften ruhten nicht nur die Keime, welche inzwischen sich entwickelt und Früchte getragen haben, sondern es ruhen in ihnen noch zahllose andere Keime, die noch der Entwicklung harren, und dem in der Wisschenschaft Arbeitenden und Forschenden bilden jene Schriften eine unerschöpfliche Fundgrube von Anregungen und fördernden Gedanken." („Ankündigung" van OSTWALD's Klassiker der exacten Wissenschaften). J. SACHS, Geschichte der Botanik (p. 250), acht de studie van MALPIGHI en GREW als inleiding tot de plantenanatomie voor aanvangers nog steeds van belang.

Met betrekking tot ons onderwerp is er althans in de oude literatuur meer te vinden, dan in de recente. De hoofdpunten waar het in deze oudere verhandelingen gewoonlijk om gaat zijn deze:

De vorming van adventiefwortels aan planten of geïsoleerde deelen daarvan (stekken), in verband met de beweging der sappen in de (intacte) plant; hiermede hangt onmiddellijk samen:

De beteekenis van het (basale) callus, optredend bij verwondingen, ringproeven en d.g., en aan de basis van stekken; het callus als wortelvormende materie; neerdalende beweging dezer materie door de schors.

De plaatsing der bijwortels, in het bijzonder van diegene, welke niet in het callus ontstaan; de beteekenis der lenticellen (al of niet als wortelknoppen te beschouwen?).

Ook de vraag naar de morphologische beteekenis der bijwortels, in verband met een zekere regelmaat in hun plaatsing (bij voorkeur in de nabijheid der knoppen), wordt een enkele maal opgeworpen.

Zoo ook de vraag in hoever ieder deel der plant virtualiter alle eigenschappen daarvan bezit en dientengevolge in staat is het geheel te reproduceeren.

Reeds bij MALPIGHI (1675 en 1679) vinden we eenige interessante gegevens. Zelfs ontwikkelt hij in het hoofdstuk „De Radicibus Plantarum", p. 66 en 67 een anatomisch-physiologische theorie betreffende de wortelvorming bij stekken. Hij zegt hieromtrent: „Bij een in den grond geplanten tak van druif, wilg of populier treedt het voedsel niet alleen door de aangesneden en geopende houtvezels binnen, maar waarschijnlijk ook door de schors, zooals wij vaak kunnen waarnemen bij de in de aarde gelegde takken van verscheidene boomen; deze takken, welke afleggers genoemd worden, zijn nog met de moederplant in samenhang. Het vocht uit de omringende aarde opent de poriën van de schors en verspreidt zich deels in de opstijgende buizen, deels dringt het in de reeksen van dwarsgeplaatste blaasjes; vaak maakt men insnijdingen om dit te vergemakkelijken. Opdat het overvloediger binnendringe en er sneller wortels gevormd kunnen worden, wordt de schors horizontaal ingesneden en een tamelijk breede schorsring verwijderd, zoodat het hout bloot ligt. De wortels ontstaan echter boven de snede, nabij den knoop of den knop, en zoo ontstaat uit een éénjarigen tak een nieuwe plant. De wortels nu komen — zooals wij bij wilgestekken waarnamen — dáárom tot ontwikkeling, omdat het vocht, dat van buiten af in horizontale

reeksen van blaasjes [1]) binnenndringt, hier een gisting doet ontstaan, en daardoor deze doet zwellen: dientengevolge worden de rechte buizen sterk samengedrukt, zoodat het opstijgen van het sap verhinderd wordt; de houtvezels, welke de tracheeën omgeven, zwellen op en worden naar buiten gebogen; zoodat, onder den druk van het inwendige sap en de lucht in de tracheeën, nieuwe verlengsels zich vormen: horizontale wortels, die als aanhangselen voor den dag komen.

Bij twijgen, die duidelijke knoopen of afwisselende knoppen hebben, ontspringen de wortels onder den knoop, omdat daar het vezelnet naar den knop wordt geleid, en zoodoende, door de kromming der buizen, de weg der sappen vernauwd wordt: een zijdelingsche eruptie is daarvan noodzakelijk het gevolg. Bij druivestekken ontspringen de wortels niet zelden aan de basis van den teeren knop, onder den druk van het sap, hetwelk voor den groei van dezen knop bestemd was, zoodat deze zelf wegkwijnt."

Het belangrijkste in deze beschouwing is m. i. het waargenomen verband tusschen bijwortels en mergstralen; dit is (Pars altera, tab. XXIX, fig. 114, wortelvorming bij een stek van *Salix*) duidelijk tot uitdrukking gebracht. De hier ontwikkelde theorie, betreffende het verband tusschen de vorming der bijwortels en een stremming in de beweging der sappen — op welke wijze deze stremming dan ook tot stand komt — heeft blijkbaar zeer lang doorgewerkt. De beschrijving, die op deze figuren betrekking heeft toont, dat hij beter heeft waargenomen, dan vele latere onderzoekers. Duidelijk constateert hij, dat er eerst verhevenheden zichtbaar worden, waarin dan spleten optreden, zoodat er wondjes ontstaan, waarvan de verbroken schors als 't ware de lippen vormt. Door deze schorswondjes komen dan de „naar buiten uitbrekende houtvezels en het merg tot worteltjes vereenigd", voor den dag.

Ook hier wijst hij nadrukkelijk op de mergstralen, die in het verlengde van de uitbrekende wortels meer gezwollen worden. Interessant is ten slotte ook de afbeelding Tab. VII, fig. 27, een dwarse doorsnede door een éénjarige tak van een *Populus* spec. De celgroepen D, in het verlengde der mergstralen zijn naar alle waarschijnlijkheid de later te bespreken wortelbeginsels; in de tekst is echter niets hierover te vinden (zie Anatome plantarum, pag. 13).

---

[1]) Uit verschillende plaatsen en afbeeldingen blijkt duidelijk, dat de schrijver met „transversalium utriculorum ordines" en „horizontalium utriculorum ordines" (of „fascies") de mergstralen bedoelt.

Het oudste wetenschappelijke werk, voor zoover mij bekend, dat handelt over de vegetatieve vermeerdering der houtgewassen, is dat van C. A. AGRICOLA, „Neu und nie erhörter doch in der Natur und Vernunft wohlgegründeter Versuch der Universal Vermehrung aller Baüme, Stauden, und Blumen-Gewächse". (1716.)

In dit werk, een allermerkwaardigst mengsel van ernst en luim, van bombast eenerzijds en diepzinnige gedachten, scherpe waarnemingen anderzijds, heeft de schrijver — een medicus en blijkbaar een geleerd man — zijn ervaringen op het gebied der vegetatieve vermeerdering der planten met groote uitvoerigheid medegedeeld.

Als grondslag van deze vermeerdering beschouwt hij — en dit pleit m. i. zeer voor de helderheid van zijn inzicht — het volgende: [1])

„Die Aeste sind wie die Wurtzel und die Wurtzel sind wie die Aeste. Und dieses will soviel gesagt seyn: Das obere bestehet eben aus solchen Theilen, als das underste, und das untere ist eben dieses, was das obere ist". Dit fundamenteele feit komt door de vegetatieve vermeerdering aan het licht: Bladeren en stengels kan men er toe brengen wortels te vormen; wortels, gestekt, vormen stengels: „Wären sie nicht in denselben materialiter befindlich, wie hätten sie können heraus kommen? Dann wo nichts ist, da kann auch nichts daraus werden". [2])

Wat nu meer in het bijzonder de vorming der bijwortels aan stengels betreft, uit het feit, dat deze op verschillende wijzen tot ontwikkeling te brengen zijn, leidt hij af „dasz in solchen Zweigen und Aesten eine grosse Materia, die zum Wurtzelzeugen dienlich,

---

[1]) De schrijver baseert zijn beschouwingen op de leer van HERMES TRISMEGISTUS: „Quod est superius, est sicut id, quod est inferius, et quod est inferius, est sicut id, quod est superius". Het zou te ver voeren er hier op in te gaan.

[2]) Het is hier niet de plaats op de phytopsychologie van den schrijver in te gaan. Toch is deze niet oninteressant en blijkbaar veel overdacht. Men vindt in den aanvang van Dl. II een samenvatting van den inhoud der hoofdstukken van Dl. I, waaruit blijkt, dat de schrijver zich ook zeer goed beknopt weet uit te drukken, als hij dat wenscht. Hij zegt hier: „ Es ist aber Sect. I des ersten Theils mit vielen Argumenten und Gründen erwiesen worden, dasz in allen Bäumen und Stauden-gewächsen ein bewegliches Wesen an zu treffen, welche sich in alle Theile, die sowohl ab-als unter der Erde sind, austheilet, auch sich darinnen multipliciret, und wunderbahrlicher Weise vermehret. Und weil es elementarisch und materialisch, so läszt sich selbiges zertheilen, und bleibet doch, wiewohl unbegreiflicher Weise, in seiner zertheilten Substanz vollkommentlich, so, dasz das philosophische dictum an demselben erfüllet wird, dasz das ganze in einem Theile, und ein Theil in dem gantzen Wesen befindlich".

an zu treffen seyn musz". De vorming van het (basale) callus bij stekken en ook bij verwonding van stammen is eveneens een uiting hiervan; het callus zelf is als 't ware een uitvloeiing van deze „materia ad radices promovendas". [1])

Is eenmaal het callus gevormd, dan ontstaan hieruit gemakkelijk wortels. Doch bovendien:: „in den Blättern [2]), Zweigen und Aesten stecken unzehlbar viel Wurtzeln".

Elders zegt hij hieromtrent: „Nemlichen wird man klar erkennen, dasz kleine weisse Pünctlein und Stigmata radicum an den Rinden wahrzunehmen, welche wohl bishero niemand jemals observiret: solche aber können nicht eher hervorkommen, als bis sie in die Erde kommen, alsdann eröffnen sich solche puncta und thun sich auf, und sobald nur ein Aestlein in die Erde durch Kunst gesetzt wird, so schlägt solches seine Würtzel....".

Het is niet twijfelachtig, dat de schrijver hier met de „Pünctlein und Stigmata radicum" de lenticellen bedoeld heeft. Voorts vermeldt hij, dat d.g. „vestigia" ook aan de wortels voorkomen; op Tab. X (p. 152) beeldt hij deze af. De sterk in de breedte gerekte lenticellen zijn er goed in te herkennen. Bij de wortels kunnen echter uit deze vestigia „Bäumlein" tot ontwikkeling gebracht worden.

Zijn dus, volgens schrijvers opvatting, wortels en stengels in den grond der zaak gelijk, het zijn in de eerste plaats uitwendige factoren, die bepalen, welk orgaan tot ontwikkeling zal komen: stengels, in den grond gelegd, geven het aanzijn aan wortels, en „sollten die Wurzeln so freye Luft haben, als wie die Aeste, so würden aus den selbigen viel tausend Bäumlein hervorkommen".

DUHAMEL DU MONCEAU wijdt in zijn „Physique des arbres" (1758) een uitvoerig hoofdstuk aan de wortelvorming bij stekken (T. II, Liv. IV, Chap. V), waaruit blijkt, dat hij zich met de vraagstukken der regeneratie en polariteit (al gebruikt hij andere benamingen) ernstig en langdurig heeft beziggehouden. Hij neemt aan, dat de wortels over hun geheele lengte wortelkiemen („des germes de racines") bevatten (T. I., Chap. V). Hij besluit dit uit het feit dat er zich verscheidene zijwortels ontwikkelen, wanneer men den hoofdwortel afsnijdt. Hij heeft den endogenen oorsprong der zijwortels opgemerkt en heeft er een vermoeden van, dat er een zekere regelmaat bestaat in het optreden der zijwortels, al gelukt het hem niet dit aan te toonen.

Doch ook de stengel bevat wortelkiemen, zooals blijkt uit de wortelvorming der stekken. Hij merkt op, dat daarbij de wortels

[1]) Het werk is in het Duitsch geschreven, echter doorspekt met talrijke Latijnsche woorden en benamingen.

[2]) Bedoeld zijn blijkbaar: bladstelen.

deels uit (of althans in de onmiddellijke nabijheid van) het basale callus ontspringen, deels uit de knoopen, uit „des petites éminences" (= lenticellen, zie Liv. I, p. 9), en andere verdikkingen. Hij tracht nu dit alles onder één gezichtspunt te brengen. De basale callusvorming bij stekken en bij ringing van takken, als ook de opzwellingen en verdikkingen, die zich vormen bij het aanbrengen van een ligatuur of bij enting, verklaart hij uit een naar omlaag zich bewegenden sapstroom. Hij verdedigt dit tegen HALES (1727), die geheel ingenomen door zijn studie van den transpiratiestroom, het bestaan van een naar omlaag gerichten voedselstroom in de schors loochende. Zeer juist zegt DUHAMEL DU MONCEAU: „Si l'objet de M. HALES est de combattre la circulation de la seve mon but n'est pas de l'établir, mais le retour de la seve est indépendant d'une circulation regulière". Het is onmogelijk, zegt hij, dat de door de wortels opgenomen sappen, direct voor den groei dezer organen geschikt zijn. Zij moeten eerst bewerkt worden en begeven zich eerst dan naar de plaatsen waar zij verbruikt worden. De bewerkte sappen nu, welke omhoog stijgen, dienen voor de vorming en ontwikkeling der knoppen; die welke omlaag gaan, voor den groei der wortels. Hij doet een groot aantal — uit den aard der zaak nog vrij ruwe — proeven om aan te toonen, dat het inderdaad deze zich naar omlaag bewegende, voor de voeding der wortels bestemde materie is, die het basale callus der stekken en ringwonden en de reeds genoemde walvormingen tot stand brengt. Indien dit juist is, zegt hij, moeten deze wallen en verdikkingen „veel van de natuur der wortels in zich hebben". Hij toont nu aan, dat d.g. wallen, die bij ringing ontstaan, er gemakkelijk toe te brengen zijn wortels te vormen, zelfs wanneer de tak zich nog aan den boom bevindt en voorts, dat bij vele stekken zich eerst een calluskussen aan de basis vormt, waar dan vervolgens de wortels uit ontstaan. De knoopen en andere verdikkingen aan den stengel beschouwt hij als „autant d'espèces de bourrelets naturels qui contiennent quantité de germes de branches et de racines". Welke van deze kiemen tot ontwikkeling komen, hangt af van de uitwendige omstandigheden(b. v. in de aarde of een ander vochtig milieu wortels, in de lucht knoppen) en van de „situatie", waarmede klaarblijkelijk bedoeld is de plaatsing in verband met den onderlingen samenhang der deelen. Althans hij voegt hier aan toe, dat de gewone en natuurlijke orde eischt, dat de wortels o n d e r de takken ontstaan. Hij neemt voorts waar, dat er bij de ringproeven, ook een zwakkere apicale calluswal ontstaat (onder den ring) en schrijft dit toe aan de zich omhoog bewegende bewerkte materie, die voor de vorming der knoppen bestemd was.

Nadrukkelijk zegt hij, dat hij niet wil treden in een bespreking van de vraag betreffende „de circulatie der sappen" [1]), noch in de onderscheiding van twee essentieel verschillende bewerkte sappen, een voor de vorming der takken, een voor die der wortels. Hij oefent critiek uit op ringproeven van HALES (met meermalen geringde takken) en geeft een zeer plausibele verklaring voor de zwakke ontwikkeling van het basale callus aan die schorsringen, welke geen knop dragen. De beteekenis van dezen, zich ontwikkelenden knop is, dat ze „un organe d'imbition et de transpiration" is; ze zuigt de sappen van den opstijgenden stroom naar zich toe en dientengevolge wordt ook de neerdalende stroom versterkt. Hierdoor is de basale callusvorming krachtiger bij een schorsring met knop, dan bij een zonder.

Klaarblijkelijk heeft hij goed waargenomen, dat, b.v. bij *Salix*, de wortels niet zelden uit de lenticellen naar buiten treden. Hij vervalt echter niet in de fout van AGRICOLA (en later DE CANDOLLE) deze als wortelknoppen op te vatten. Integendeel blijkt uit het hoofdstuk „De l'Ecorce" (Liv. I, Chap. II), dat hij een zeer juist vermoeden van den aard dezer „petites éminences" had. De opvatting, dat het klieren zouden zijn, acht hij niet waarschijnlijk. Doch hij wijst er op, dat, wanneer men een tak met lenticellen bezet, in water plaatst, men „quantité de bulles d'air" er aan waarneemt en stelt nu de vraag of deze luchtbellen „étoient restées adhérentes au tissu cellulaire".

Resumeerend zou men dus kunnen zeggen, dat DUHAMEL de wortelvorming der stekken opvat als een regeneratie-proces, hetwelk te verklaren moet zijn uit de levensverschijnselen der intacte plant. Virtualiter bezit deze overal het vermogen wortels en stengels te vormen, de knoopen van den stengel (en andere verdikkingen) zijn hier van nature het meest voor gepraedisponeerd. Wat zich bij de stekken op een bepaalde plaats ontwikkelt, hangt af van in- en uitwendige factoren. Onder de eerste speelt vooral de beweging der sappen een belangrijke rol: de opwaartsche beweging der stengelvormende en de neerwaartsche beweging der wortelvormende materie. Hij vestigt hoofdzakelijk de aandacht op deze laatste, die volgens hem vooral in de vorming van het basale callus en andere verdikkingen tot uiting komt. Zijn beschouwing vertoont dus onmiskenbare verwantschap met die

---

[1]) De theorie van de circulatie der sappen, die verkeerdelijk vaak aan MALPIGHI wordt toegeschreven, schijnt het eerst te zijn uitgesproken door J. D. MAJOR te Kiel (1665). „Gewisz ist aber, dasz seit dieser Zeit bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts die Circulation der Pflanzensäfte ein Lieblingsthema geblieben ist, mehr für diejenigen, welche sie bekämpfen, als für die, welche sie vertheidigen wollten." J. SACHS. Geschichte der Botanik, p. 494.

van AGRICOLA, welke hij waarschijnlijk wel gekend heeft. Zij is echter meer uitgewerkt en steunt op een groot aantal proefnemingen; ook verwart hij niet de lenticellen met de hypothetische wortelkiemen.

Ruim 50 jaar later, verschijnen twee verhandelingen over de vorming der wortels, welke beide m. i. ver achter blijven bij die van DUHAMEL:

KNIGHT heeft zich met de beweging der sappen in den boom zeer veel bezig gehouden.[1]) Ook hij is tot de conclusie gekomen, dat het ruwe sap, door de wortels opgenomen, in het spint omhoog stijgt, en vervolgens in de bladeren bewerkt wordt. Het sap, voor den jaarlijkschen diktegroei, dat „òf in hetzelfde òf in het vorige jaar in de bladeren circuleerde"[2]) daalt door de schors naar omlaag. In 1809 verschijnt zijn verhandeling „On the origin and formation of roots", welke op verschillende punten niet zeer helder is. In hoofdzaak is het ook zijn bedoeling aan te toonen, dat de ontwikkeling der wortels en knoppen is toe te schrijven aan tegengesteld gerichte sapstroomen en de weefselelementen aan te wijzen, waarin deze stroomen zich bewegen. Door de nog zeer onvolledige kennis van de anatomie der planten is zijn terminologie echter vaag. De wortels worden volgens hem door de schors gevormd. Dit toont hij met eenige voorbeelden aan, in de eerste plaats bij bladstelen. Hij merkt op, dat bij verwonding daarvan het callus („a cellular substance similar to that of the bark and young root") steeds aan den bovenkant van de wond ontstaat. In vele gevallen vormen zich vervolgens wortels uit dit callus. Daar de bladstelen nooit spint („alburnum") bevatten, doch wel vaten, moet men wel aannemen, dat de wortels hun ontstaan danken aan deze „cortical vessels" of aan de vloeistof, die zich hierin verplaatst. De knoppen daarentegen ontstaan uit het spint; ringproeven moeten weder een en ander demonstreeren.

Vervolgens vermeldt hij een proef met appelstekken, waarbij de beteekenis van knoppen en bladeren voor de wortelvorming ter sprake komt. Er bestaan, zegt hij, een aantal appelvariëteiten, waarvan de stam en de takken bedekt zijn met „rough excrescences formed by congeries of points which would have become roots under favourable circumstances; and such varieties are always very readily propagated by cuttings". Hij heeft nu bij een aantal tweejarige boompjes, waar de „excrescences" zich gevormd hadden, aarde onder tegen de stammetjes gebracht en heeft waarge-

[1]) Men zie zijne verhandelingen in de Philosophical Transactions: 1801, 1803, 1804, 1805, 1806, 1808.

[2]) „On the inverted action of the alburnous vessels of trees". Phil. Trans. 1806.

nomen, dat zich uit de „excrescences", voor zoover deze zich in den grond bevinden, wortels vormen. Sneed hij echter het stammetje boven de onderste „excrescence" af, „so that there were no buds or leaves from which the sap could descend to generate or feed new roots", dan ontstonden er geen wortels, doch talrijke knoppen, „and these buds all sprang from the spaces and points, which under different circumstances had afforded roots". De afgesneden stekken werden geplant en hier ontstonden weder wortels uit de „excrescences". Het is niet aan te nemen, dat een waarnemer als KNIGHT hier met deze excrescences de lenticellen bedoelt. Vermoedelijk zijn het de z.g. „burrknots" of „rootknots", welke sommige appelvariëteiten vertoonen.

Volgens HATTON (1917) zijn dit „roots-knots on one-year wood, i. e. the incipient adventitious roots which appear singly or in clusters on the stems or branches of certain varieties of apple known to root freely from layers or cuttings". Of wij hier echter inderdaad met rudimentaire adventiefwortels te doen hebben is mij niet bekend, evenmin of deze, zooals KNIGHT vermeldt, onder andere omstandigheden tot knoppen kunnen uitgroeien.

Nadat hij dan heeft vastgesteld, dat de schors meer bepaaldelijk de sappen omlaag en het spint ze omhoog leidt, stelt hij de vraag of deze beide sappen al of niet verschillend zijn. Hij acht het waarschijnlijk, dat — evenals het bloed der dieren overal hetzelfde is — ook deze sappen („probably filled with particles which are endued with life") niet verschillend zijn en dat het dezelfde vloeistof is, die „by merely acquiring different motions" het aanzijn geeft aan de verschillende organen. Met zijn opvatting betreffende de bewerking der sappen in de bladeren is dit echter wel wat in strijd.

In hetzelfde jaar ontwikkelde AUBERT DU PETIT-THOUARS (1809) een theorie, waarbij hij de vorming der wortels en den secundairen diktegroei met elkaar in verband bracht. Over deze theorie, die — hoewel niet zonder genialiteit — nog slechts van historische beteekenis is, kan ik kort zijn. DU PETIT-THOUARS ging uit van zijn waarnemingen aan stekken van *Dracaena*. Hij merkte op, dat hierbij opzwellingen ontstaan. Boven den grond ontstonden hieruit knoppen, onder den grond wortels. In verband met de eerste hadden zich vaatbundels (un faisceau de fibres) gevormd, als die van het hout. Op het oude hout groepeerden ze zich straalsgewijs en groeiden (direct of na ombuiging) omlaag. Die van de wortels groeiden omhoog en zij vormden vele anastomosen met elkaar. Hij komt nu tot deze beschouwing: in iederen bladoksel bevindt zich „un point vital". Bij de gewone houtgewassen ontwikkelt zich hier geregeld een

knop, bij *Dracaena* zijn er bijzondere omstandigheden noodig om dit „point vital" tot ontwikkeling te brengen. Men moet voorts aannemen, dat dit „point vital" aan het in den grond stekende deel in aanleg gelijk is met het boven den grond zich bevindende. De uitwendige omstandigheden bepalen wat er ontstaat. De knop, die zich ontwikkelt, komt volgens hem volkomen overeen met het embryo van het kiemende zaad. De wortels dalen langs het oude hout omlaag en de gezamenlijke wortels van alle knoppen vormen de nieuwe houtlaag. Deze groei der wortelvezels („fibres") plant zich echter uiterst snel voort, „par une force organisatrice qui, comme l'Electricité et la Lumière, semble ne point connaître de distance", in een visqueuse vloeistof, die zich bevindt tusschen hout en schors („un aliment tout préparé"). Op deze wijze tracht hij te verklaren, dat men geen omlaag groeien der vezels waarneemt, doch een gelijktijdige verdikking over de geheele lengte van den stam.

Het ontstaan van wortels bij marcottage en stekken wordt in dit verband aldus verklaard (IV Essai, p. 42): Wanneer men een schorsring verwijdert en de wond bedekt met aarde of vochtig mos, trekken zich hier de vezels, gestuit in hun loop, samen en vormen „de véritables racines". Evenzoo bij stekken: de basis vindt onmiddellijk de vochtigheid en duisternis, welke zij behoeft om aan de knoppen voedsel te verstrekken: deze gaan zich ontwikkelen; „les nouveaux Bourgeons auxquels leurs feuilles donnent naissance, forment de nouvelles racines: ce sont les Boutures". (Essais sur la végétation, p. 42—43.)

Dit moge voldoende zijn om een denkbeeld te geven van de theorie van DU PETIT-THOUARS. Zij is vinnig bestreden, doch door den auteur hardnekkig verdedigd. Niettemin was hij gedwongen, door den druk der argumenten, haar zoozeer te wijzigen, dat men er weinig meer dan een symbolische beteekenis aan kan toekennen (zie b.v. TREVIRANUS, Physiologie der Gewächse, p. 265. Ansicht von DU PETIT-THOUARS).

Ten slotte verdient vermelding, dat DU PETIT-THOUARS naar het schijnt eenig begrip had van de beteekenis der lenticellen („Pores corticaux"): „Ils paroissent destinés à entretenir une communication entre la partie amylacée et l'air extérieur, ce qui paroit nécessaire à la transformation de celui-ci en parenchyme" (Essais sur la végétation, p. 222).

De opvatting der lenticellen van DU HAMEL DU MONCEAU en DU PETIT-THOUARS werd echter weer verdrongen door de geheel onjuiste van A. P. DE CANDOLLE (1826). Deze, die het woord lenticellen heeft ingevoerd, in plaats van „glandes lenticulaires", zegt: „On a coutume de dire que les racines sortent

indifféremment de tous les points de l'écorce, mais cette assertion est inexacte; elles sortent toutes, sans exception des taches rousses et ovales que QUETTARD a nommées glandes lenticulaires et dont l'usage était jusqu'ici inconnu aux naturalistes" (!) Hij heeft dit waargenomen bij *Salix bicolor, Ampelopsis hederacea, Crataegus oxyacantha, Sambucus nigra, Populus angulata* enz. en besluit hieruit, dat de lenticellen te beschouwen zijn als „des rudiments de racines, des sortes de bourgeons radicaux". Hij heeft slechts één uitzondering hierop waargenomen n.l. bij *Sedum albissimum* waar de luchtwortels door de vaatbundellidteekens der oude bladeren naar buiten treden. Hij beschrijft in detail het opzwellen en openbarsten der lenticellen bij *Salix* zonder blijkbaar de zooveel betere beschrijving, welke MALPIGHI 150 jaar vroeger daarvan gegeven had, te kennen. Hoe oppervlakkig hij waargenomen heeft, blijkt vooral ook uit de „Septième observation": Hij vernietigt de lenticellen en constateert nu, dat er nieuwe „tumeurs lenticulaires" ontstaan. Evenals er dus bij vernietiging der knoppen adventiefknoppen kunnen optreden, zoo hier adventief-lenticellen..... „un nouveau motif pour considérer ces organes comme des bourgeons de racines"... „Ainsi le parallèle des lenticelles avec les bourgeons se maintient encore sous ce point de vue". Om na te gaan of de lenticellen ook vocht op nemen, bedekt hij ze met was. De wortels ontwikkelen zich echter even goed. Hij concludeert hieruit, dat dit van geen beteekenis is.

Het eenige wat overigens voor ons eenige waarde heeft, is de „Cinquième observation": Het bleek hem dat, wanneer hij van twee even krachtige wilgetakken, de één van den top beroofde („ayant la tête coupée à environ deux pieds et demi de distance de la base") en de andere intact liet, deze laatste veel krachtiger wortels vormde dan de eerste. Hij schrijft dit toe aan het feit, dat de eerste, tengevolge van de „action vitale des bourgeons supérieures" krachtiger het water opzuigt. De opvatting van DE CANDOLLE, met groote overtuiging voorgedragen, schijnt onmiddellijk ingang gevonden te hebben.

AGARDH (1831) houdt de lenticellen voor „eine Art Luftlacunen oder eine blosze Modification der Hautöffnungen"; hij is het met DE CANDOLLE eens, dat de wortels bij stekken er door naar buiten treden. Als oorzaak hiervan beschouwt hij echter alleen, dat het vocht door de lenticellen naar binnen dringt.

In 1832 verschijnen twee verhandelingen, waarvan de één aanknoopt aan de opvatting van DE CANDOLLE, de andere (van MOHL) deze geheel verwerpt.

Beginnen we met de eerste; deze is van de hand van ERNST MEYER en is getiteld: „Die Metamorphose der Pflanzen und ihre Widersacher". Op dit zeer breedsprakige artikel diep in te gaan, zou ons te ver voeren. Ik wil echter, daar het één van de weinige bijdragen is tot de morphologie der wortels en voorts eenige goede waarnemingen bevat, toch trachten den hoofdinhoud in het kort weer te geven.

Het is blijkbaar de bedoeling van den schrijver, een nieuwe bijdrage te leveren voor GOETHE's Metamorphosen-leer [1]) en deze uit te breiden tot den wortel. Het stuk handelt in hoofdzaak over de morphologische beteekenis en de plaatsing der bijwortels. De schrijver wenscht „den wahren Begriff der Wurzel zu entwickeln". De wortelnatuur der adventiefwortels ontkent hij: „Mehrere Wurzel eines Stengels kommen mir zwar eben so wunderlich vor, wie mehrere Väter eines Kindes". Veeleer is de bijwortel (de schrijver noemt deze in den regel „Zaser") op te vatten als „ein Zweig besonderer Art". Hij baseert dit in de eerste plaats op de rangschikking: Men vindt aan den stengel: een eindknop en „Seitenknospe oder Keime". Deze laatste worden verdeeld in „Blattkeime oder Augen" (gemmae, bourgeons) en „Zaserkeime oder Linsen" (lenticellae), welke laatste geen bladeren bevatten „und sich auf eigenthümliche Weise entwickeln". Evenals men nu kan onderscheiden: „Hauptaugen, Beiaugen und Zerstreute Augen (Bourgeons adventifs), evenzoo kan men ook de lenticellen verdeelen in: „Haupt-, Bei- und zerstreute Linsen"; slechts met dit verschil, dat de normale plaatsing der „Hauptlinsen" een andere is als die der „Hauptaugen". Er volgen dan een aantal waarnemingen betreffende de plaatsing der bijwortels, die ongetwijfeld eenige waarde hebben. Hierbij werkt echter zeer verwarrend, dat de schrijver blijkbaar zonder eenige contrôle DE CANDOLLE volgt en steeds de „Linsen" als de „Keime der Zasern" beschouwt en dan ook steeds „Linsen" en „Zasern" door elkaar gebruikt alsof dit op hetzelfde neerkwam. Klaarblijkelijk echter hebben de bedoelde waarnemingen in den regel betrekking op bijwortels, zonder dat de schrijver zich de moeite gegeven heeft na te gaan, of deze werkelijk uit „Linsen" naar buiten traden. In hoofdzaak heeft hij zich bepaald tot de Monocotylen. De regelmatige plaatsing der bijwortels, dikwijls in een bepaalde betrekking tot de knoppen, heeft hij in een aantal

[1]) „Die Idee der Metamorphose wird ewig sein in der Wissenschaft, wie sie von Ewigkeit war und sein wird in der Natur. Sie wird sich rein erhalten, wie sie uns GOETHE rein überlieferte. Sie wird sich durchbilden durch alle Theile der Botanik und ihnen, die jetzt noch locker zusammenhängen, Einheit und Leben einhauchen."

gevallen blijkbaar goed waargenomen. Zijn waarnemingen zouden echter meer waarde hebben, indien hij niet voortdurend trachtte ze in een vooropgesteld schema te wringen.

Over het verdere betoog, betreffende de „morphologische Deutung" van den bijwortel kunnen we kort zijn: „Ein verkehrter Zweig is folglich nach allem, was wir von ihm wiszen, die Zaser..". Zelfs slaagt de schrijver er in ten slotte ook den hoofdwortel weg te redeneeren: „Das Resultat ist, dass der vermeinte caudex descendens gar nicht existirt, dass auch die Wurzel, gleich wie Stengel und Blüthe, zum sogenannten „caudex ascendens" gehört und aus Blättern im weiteren Sinne des Wortes sich bildet.... Das ganze Pflanzenreich ist eine allgemeine Pflanze und die ganze Pflanze ein allgemeines Blatt."

Het bovenstaande moge voldoende zijn, om te toonen, dat volgens onze tegenwoordige opvatting het artikel slechts geringe waarde heeft. Het is echter een keurig specimen eener bepaalde denkwijze, of veeleer redeneertrant.

MOHL (Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten? Flora 1832) heeft zich de moeite getroost het uitvoerig en zakelijk te bestrijden. Deze had reeds in het zelfde jaar (1832) op afdoende wijze DE CANDOLLE's opvatting der lenticellen weerlegd. Hij toont in de eerste plaats aan, dat (bij *Salix viminalis*) DE CANDOLLE de lenticellen verward heeft met de kleine verhevenheden, die de schors gaat vertoonen, wanneer zich in het inwendige de wortels ontwikkelen en hij geeft scherp de verschilpunten aan. Indien ook al zoo nu en dan een wortel door een lenticel naar buiten komt, is dit meer als een toevalligheid te beschouwen; bij verreweg de meerderheid is dit niet het geval. De wortelknobbeltjes ontstaan, volgens MOHL, onregelmatig verspreid over de schors; tevens echter vermeldt hij, dat men onder de worteltjes steeds een in de lengte verlcopende verhevenheid op het hout vindt, waarop ze als 't ware ingeplant zijn. Deze verhevenheid moet reeds vóór den aanleg der worteltjes aanwezig zijn, immers alle lagen van het houtlichaam zijn hier naar buiten gebogen, zoodat ook de lijnen, welke de jaarringen aangeven eveneens een voorsprong naar buiten vertoonen.

Met de beteekenis dezer plaatsing houdt hij zich overigens niet bezig; het feit, dat de wortels, reeds in aanleg aanwezig zijn voor de takken afgesneden werden, ontgaat hem. Eenige jaren later komt MOHL (1836) er uitvoeriger op terug. Op grond van een anatomisch onderzoek komt hij tot de conclusie „dass die Lenticelle eine partielle Korkbildung ist", ontstaan door een woekering van het meer inwendige schorsparenchym. Hij geeft een aantal details betreffende den anatomischen bouw, welke in ons

verband van geen belang zijn. [1]) Hij bestrijdt nogmaals DE CANDOLLE, wiens opvatting „niet alleen met de resultaten van het anatomisch onderzoek, maar ook met de verschijnselen, die men bij de ontwikkeling van adventiefwortels waarneemt, in strijd is".

Wat de plaats aan den stengel betreft, waar de adventiefwortels voor den dag komen, niet de geheele stengel is overal gelijkelijk gepraedisponeerd. Dit hangt echter niet af van een bepaalde geaardheid der buitenste schorslagen, doch van den bouw van het houtlichaam. Wij komen hierop terug in het aanstonds te noemen artikel (in 1837 verschenen) waarin hij dit uitvoeriger uiteenzet. Hij merkt voorts op, dat adventiefwortels bij vele planten te vinden zijn, welke geen lenticellen hebben. Vervolgens bestrijdt hij de beschouwingen van MEYER, hoofdzakelijk op grond van hetzelfde feit: dat de lenticellen met de adventiefwortels niets te maken hebben. Hij geeft toe, dat een aantal waarnemingen van MEYER in zoover juist zijn, dat de adventiefwortels op bepaalde door hem aangegeven plaatsen regelmatig voor den dag komen en dat deze, voor zij naar buiten komen als kleine tuberkels zichtbaar zijn. Doch daar deze tuberkels geheel andere dingen zijn dan de lenticellen, vervalt hiermede volgens MOHL de geheele basis van MEYER's beschouwingen. MEYER publiceert in 1837 een artikeltje, waaruit blijkt, dat hij thans overtuigd is, dat DE CANDOLLE zich vergist heeft en dat de lenticellen en de wortelbeginsels geheel verschillende organen zijn. Niettemin acht hij zijn beschouwing juist: niet op den vorm, doch op de plaatsing der „Zaser-anfänge" baseerde hij zijn beschouwingen. Men heeft dus slechts „lenticellen" door een anderen „beliebigen Ausdruck" te vervangen (b.v. schorstuberkels) en alles is „volkomen berichtigt".

MOHL (1837) heeft hierop een uitvoeriger repliek gegeven. Wat hierin, in ons verband van beteekenis is, is zeer in het kort het volgende: De conclusie van MEYER, die op grond van een zekere overeenkomst tusschen de plaatsing der oogen en der bijwortels er toe komt een analogie tusschen deze aan te nemen, en wel in dien zin, dat beide organen tweeërlei ontwikkelingsvormen van eenzelfden morphologischen grondvorm („Grundlage") zouden zijn (zooals uit den aanleg van een blad een anthere, een carpel enz., kunnen ontstaan), deze conclusie acht MOHL „gevaarlijk". Tegenover deze opvatting stelt hij nu zijn anatomisch-physiologische beschouwing: Zoowel bijwortels als zijtakken ziet

[1]) Van de functie der lenticellen had MOHL geen voorstelling. De opvatting van DU PETIT-THOUARS (zie p. 13), die toch de waarheid zeer nabij kwam, acht hij „aus mehreren Gründen verwerflich".

men overal dáár optreden, waar „eine Anhaüfung von saftigem, Nahrungsstoff enthaltendem Parenchyme und eine Stockung der Säfte" plaats vindt. Terwijl er nu bij planten met een dikke, sappige, parenchymateuse schors weinig onderscheid bestaat — wat betreft het vermogen om bijwortels te vormen — tusschen de verschillende deelen van den stengel, is dit bij planten met dunne, weinig parenchymateuse schors wel het geval: hier moeten bepaalde omstandigheden begunstigend medewerken.

Deze zijn: „Stockung der Säfte und reichlichere Anhäufung von parenchymatosem Zellgewebe". Beide treden op in de knoopen, waar in de eerste plaats door splitsing en dooreenvlechting der vaatbundels een ophooping van sappen plaats vindt en voorts meer parenchym aanwezig is, vooral door het uittreden der bladbundels, waarbij groote mergstralen op de plaats van uittreding (en daarboven) ontstaan. Op deze wijze (MOHL werkt dit denkbeeld nog wat meer in detail uit) laat zich op anatomische gronden een overeenkomst in de plaatsing van knoppen en bijwortels verklaren. Zelfs is het zeer waarschijnlijk, dat het in sommige gevallen slechts van uitwendige factoren afhangt of zich op een bepaalde plaats knoppen of bijwortels ontwikkelen. Hier echter uit af te leiden „dass sich dieselbe morphologische Grundlage bald zur Zaser, bald zum Auge entwickelt" acht hij onjuist. Hij stelt hiervoor een andere, physiologische opvatting in de plaats, volgens welke de ontwikkeling van knoppen met een opstijgenden, die der bijwortels met een neerdalenden sapstroom in verband staat, een beschouwing derhalve, die in hoofdzaak met die van DUHAMEL en KNIGHT overeenstemt. Plaatst men, zegt MOHL, in den winter takken (b.v. van wilg of populier) in het water, in een verwarmd vertrek, dan gaat steeds de ontwikkeling der knoppen aan die der wortels vooraf, nooit neemt men het omgekeerde waar.[1]) Er ontstaat een opstijgende sapstroom en dan, tengevolge van de werkzaamheid der bladeren een neerdalende, waarvan we mogen aannemen, dat hij onder den middelnerf van het blad het sterkst is. Hieruit volgt dan, dat onderaan het internodium, tegenover het daar geplaatste blad „am leichtesten" een bijwortel gevormd zal worden.

De knop en de op denzelfden knoop er tegenover geplaatste bijwortels behooren dus tot twee verschillende internodiën, de knop tot het onderste, de bijwortel tot het daar boven geplaatste. Op deze gronden — zeer sterk is het betoog intusschen niet — acht MOHL het onjuist, dat oog en bijwortel „analoge Bildungen" zouden zijn.

[1]) Dit is, in zijn algemeenheid, zeer zeker onjuist.

BOUCHARDAT (1841) wijst er eveneens op, dat de lenticellen en de „rhyzogènes" [1]) geheel verschillende dingen zijn. De lenticellen kunnen, bij in het water geplaatste takken, water opnemen en zoo den tak frisch houden, doch ze maken slechts weinig ontwikkeling mogelijk. De „rhyzogènes" echter zijn principieel daarvan verschillend. Wanneer men ze ook al bij oppervlakkige beschouwing soms zou kunnen verwarren, zij zijn er van te onderscheiden: 1°. doordat de lenticellen zonder regelmaat over de schors verspreid zijn, terwijl de adventiefwortels regelmatig geplaatst zijn (welke deze regelmaat is, wordt niet aangegeven); 2°. door verschil in vorm; 3°. doordat de lenticellen alleen uit cellen zijn opgebouwd en van oppervlakkigen oorsprong, terwijl de aanleg der adventiefwortels reeds spoedig vaten vertoont en zich in verbinding stelt met het houtlichaam.

Men kan zeggen, dat de beteekenis der lenticellen, in verband met de vorming der adventiefwortels, hiermede geheel van de baan was, al zou het nog geruimen tijd duren, alvorens men door het onderzoek van STAHL (1873) een goed inzicht in hun functie kreeg. Wij kunnen dus de lenticellen thans verder laten rusten. Ik wil er alleen reeds hier op wijzen, dat er in sommige gevallen toch wel een zeker verband schijnt te bestaan tusschen het optreden der lenticellen en der bijwortels; nooit echter in dien zin, dat de lenticellen zelf wortelbeginsels zouden zijn.

TRÉCUL (1846) heeft eenige anatomische onderzoekingen gepubliceerd betreffende de ontwikkeling der adventiefwortels. Ofschoon op vele punten, ten deele door een verouderde terminologie, niet zeer duidelijk, bevat het toch eenige belangrijke gegevens; en wel in de eerste plaats zijn ontdekking der w o r t e l b e g i n s e l s bij *Nuphar luteum,* welke men bij deze plant reeds zeer vroeg in den knop „au-dessous des feuilles les plus jeunes" aantreft. Dit brengt hem op het denkbeeld (daar de wilgen zich over het geheel zoo buitengewoon gemakkelijk door stekken laten vermenigvuldigen) ook bij *Salix vitellina* naar dg. wortelbeginsels te zoeken. Wel had DE CANDOLLE bij deze plant reeds van „bourgeons de racines" gesproken, doch hij duidde hiermede de lenticellen aan, wat, zooals wij zagen op een geheel verkeerde waarneming berustte. TRÉCUL echter heeft ze ongetwijfeld waargenomen; hij geeft er wel is waar geen afbeelding van, doch zijn beschrijving laat hieromtrent geen twijfel. Hij komt tot de conclusie, dat er bij een aantal planten, op bepaalde plaatsen, wortel-

[1]) Het woord „rhyzogènes" ontmoet men, zoover mij bekend, uitsluitend bij BOUCHARDAT. Wilde men een algemeen bruikbaar woord voor wortelbeginsels invoeren, dan zou het m. i. daarvoor zeer geschikt zijn, doch men zou het dan „rhizogenen" moeten spellen.

knoppen („des bourgeons de racines") of wel „latente rudimentaire wortels" voorkomen. Hij noemt als zoodanig: „le *Nuphar lutea,* les *Salix viminalis, alba* etc., *Populus fastigiata, l'Aspidium filix mas,* et probablement beaucoup d'autres végétaux....."; hij beschrijft hoe men bij tweejarige takken, zeldzamer bij éénjarige, van *Salix vitellina* aan de buitenzijde van het spint (à la surface de l'aubier") uitspringende lijsten vindt, evenwijdig aan de as, van denzelfden aard als het hout zelf, op welke verhevenheden men steeds een of twee rudimentaire wortels vindt, verborgen in de binnenste schors.

Waarschijnlijk — zegt hij — zijn zij tegelijkertijd gevormd met de buitenste jonge vezellaag (bedoeld wordt klaarblijkelijk: de jongste houtlaag) en het binnenste schorsweefsel. Met deze laatste zijn zij innig vereenigd tot aan de eerste zône der bastbundels, waar tegenover zij met hun voorste einde vrij worden.

Uit dit laatste blijkt m. i., dat de wortelbeginsels, die TRÉCUL. hier beschrijft, reeds een begin van ontwikkeling vertoonden, evenals uit hetgeen hij er verder aan toevoegt: „Deze jonge wortels bestaan uit een celmassa, waarvan de cellen gelegen nabij het vrije oppervlak reeds, toen ik ze onderzocht (in Mei) regelmatige reeksen vormden, evenwijdig aan dit oppervlak; meer naar het centrum, daar waar de vermenigvuldiging der cellen plaats vindt, waren zij zonder regelmaat geplaatst. Aan de basis van het orgaantje en aan de zijden hadden de cellen eveneens een regelmatige rangschikking. Zij vormden hier lagen evenwijdig aan de raaklijn van den houtcirkel, lagen, welke ongetwijfeld de volgorde van hun ontstaan aangaven." Hij geeft overigens niet aan, waar aan den tak men deze wortelbeginsels moet zoeken. Verder heeft hij de ontwikkeling der bijwortels bij een aantal planten nagegaan, meerendeels stengels en rhizomen van kruiden *(Lamium purpureum, Tradescantia zebrina, Equisetum arvense, Valeriana phu, Iris germanica,* e. a.) en eenige houtige stengels *(Hedera helix, Lonicera periclymenum).* Hij komt tot de conclusie, dat het volstrekt geen algemeene regel is, dat de bijwortels vooral daar optreden, waar een mergstraal in de schors overgaat („à l'endroit où un rayon médullaire passe dans l'écorce). In sommige gevallen is dit zoo, in andere (hij beschrijft deze in 't bijzonder bij een aantal der genoemde kruiden) ziet men ze ontstaan „soit à l'extrémité d'un seul ou de plusieurs faisceaux convergeant vers le même point, soit à la partie latérale d'un seul faisceau, soit au contact de deux faisceaux voisins".

De details welke hij geeft, betreffende de ontwikkeling der wortels en hun verschillende weefsels, kunnen we hier laten rusten.

Uit het voorafgaande blijkt, hoe in den regel de beschouwingen over de vorming der wortels en meer in het bijzonder der bijwortels gewoonlijk vastgekoppeld werden aan die van de beweging der sappen in den boom. Wij vonden dit reeds bij AGRICOLA en zagen hoe ook MOHL weder de ontwikkeling van knoppen en bijwortels met twee verschillende sapstroomen in verband brengt. Voor een groot deel is deze beschouwing ongetwijfeld een gevolg geweest van de opvallende basale callusvormingen, die men bij stekken, bij ringsneden en andere verwondingen waarnam en die reeds sedert AGRICOLA (en wellicht reeds veel vroeger) beschouwd werden als een „materia ad radices promovendas".

Toch vond deze beschouwing ook al vroeg bestrijders. HALES (1727), die het bestaan van een neerdalenden sapstroom geheel verwierp, wijst er op, dat de wal, zooals men die bij verwonding van boomen ziet optreden, uit houtsubstantie bestaat, die aan het oude hout zijn oorsprong nam en, met schors bekleed, zich over de grens der ontschorsing uitbreidde. Ook MOLDENHAWER (1780) zegt, dat de walvorming niets bewijst voor een neerdalenden sapstroom, doch op te vatten is als een uitbreiding van het schorsweefsel.

Een zeer zwak punt in de theorie van den neerdalenden sapstroom was steeds, dat, terwijl het sap van den opstijgenden stroom somtijds onmiddellijk overvloedig is waar te nemen, dit met den neerdalenden stroom nooit het geval is. Voorts, dat de weefselelementen, waarin het sap omhoog gevoerd wordt, betrekkelijk gemakkelijk waar te nemen zijn, daarentegen die van den neerdalenden echter nog steeds volkomen onbekend waren. Dit neemt niet weg, dat men, vooral ook in verband met de belangrijke rol der bladeren bij de bereiding van het bewerkte sap, bleef vasthouden aan de opvatting van den stroom van het „Bildungssaft" of „das Organische auf seiner ersten noch flüssigen Stufe", een stroom, die in elk geval in hoofdzaak omlaag gericht moest zijn en zich door de schors bewegen.

Omstreeks het midden van de vorige eeuw begint er echter verandering te komen in de beschouwingen. TH. HARTIG en MOHL (Bot. Zeit. 1855) ontdekken de zeefvaten en spreken de meening uit, dat deze het zijn, die de plastische stoffen omlaag voeren. HANSTEIN (1860) brengt experimenteele feiten bij, waaruit blijkt, dat dit inderdaad waarschijnlijk het geval is. Toch houden deze schrijvers nog vast aan het denkbeeld van „ein Bildungssaft". TH. HARTIG stelde in 1862 nog een geheele theorie op betreffende den omloop van dit „Bildungssaft" in den boom, niettegenstaande toch reeds door MOHL bepaalde stoffen (zooals

zetmeel, olie en glycose) waren aangewezen, die in daarvoor bestemde weefselelementen vervoerd werden en als bereide voedingsstoffen te beschouwen waren.

Eerst door de uitgebreide microchemische onderzoekingen van SACHS en PFEFFER is echter de opvatting van de stofwisseling en het stoftransport grondig gewijzigd. In plaats van een stroom van een „urschleimartig Universal Bildungssaft", dat zich door de schors in hoofdzaak omlaag beweegt, komen thans een aantal chemisch definieerbare voedingsstoffen; stikstofvrije, waaronder in de eerste plaats zetmeel, zoowel als stikstofhoudende, die door bepaalde celcomplexen (zeefvaten en begeleidende cellen, parenchym) overal heen gevoerd worden (omlaag, omhoog en in radiale richting), waar de opbouw en het onderhoud van de plant dit vereischt. Het spreekt van zelf, dat hierdoor ook de oude opvatting van de vorming der basale calli en der adventiefwortels onhoudbaar werd. Het was niet langer mogelijk deze callus- en wortelvormigen op te vatten als voortvloeiend uit een onderbroken neerdalenden sapstroom. Zoo zien we dan ook, dat langzamerhand deze vormingen opgevat worden als verschijnselen sui generis, als regeneratieverschijnselen, wier optreden onafhankelijk van een neerdalenden sapstroom beschouwd moet worden. Dit neemt niet weg, dat stoftransporten, hetzij van voedingsmaterialen, hetzij van meer hypothetische „orgaanvormende" stoffen vaak een belangrijke plaats in de beschouwingen blijven innemen.

De hier geschetste verandering in de beschouwingen blijkt reeds duidelijk uit een artikel van HANSTEIN (1850) „Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus". Terwijl men vroeger in het algemeen den neerdalenden sapstroom als een gegeven feit vooropstelde en de verschijnselen, die zich bij stekken, bij ringwonden en d.g. voordoen daaruit verklaarde, slaat HANSTEIN thans een tegengestelden weg in: hij tracht uit de verschijnselen, die men bij stekproeven opmerkt, inzicht te krijgen in het stoftransport door den stengel. De vragen, die hij zich stelt, zijn in hoofdzaak deze: Zijn er werkelijk in de plant tweeërlei sappen aanwezig, zoozeer verschillend, dat slechts één daarvan voor den opbouw van organen kan dienen? Is het versch opgezogen sap, vermengd met de stoffen, die het in de wortels vindt, niet in staat den groei der wortels te veroorzaken of te onderhouden?

Welke zijn dan de noodzakelijke voorwaarden voor het ontstaan der plastische stoffen? Is het transport van dit „Bildungssaft" tot bepaalde organen of weefsellagen beperkt of verdeelt het zich gelijkmatig naar alle richtingen? Het zijn hoofdzakelijk

proeven met geringde stekken, die hierop licht moeten werpen, in de eerste plaats met *Salix viminalis* en *Salix fragilis*, verder *Prunus Laurocerasus, Evonymus japonica, Ficus Carica* en verscheiden andere. De regeneratieverschijnselen worden thans als een gegeven feit vooropgesteld: „Das Steckreis sucht fort zu vegetiren und sich zur vollständigen Pflanze zu ergänzen". Wanneer nu stekken op verschillende hoogte boven de basis geringd worden, neemt hij waar, dat in het algemeen de wortelvorming onder den ring des te zwakker is, naarmate dit stengeldeel korter is, de wortelvorming boven den ring wordt dan echter krachtiger. HANSTEIN verklaart dit door er op te wijzen, dat er voor de wortelvorming materiaal noodig is, dat omlaag getransporteerd moet worden. Ringt men de schors, dan kan blijkbaar dit transport niet plaats hebben. Hieruit volgt, dat de vorming der wortels aan de stekken „door een materiaal bewerkt wordt", dat niet ter plaatse gevormd wordt, ook niet door hout en merg verplaatst kan worden, doch alleen door de schors er heen geleid wordt. Proeven, waarbij de ring niet volledig was, doch een smalle schorsstrook („von 1 bis 2 Liniën") bleef zitten, toonden, dat reeds een kleine strook voldoende was om het stoftransport mogelijk te maken.

Het hoofdresultaat van deze proeven met geringde stekken is, „die gänzliche Unfähigkeit der Wurzeln, sich selbst, ob sie gleich schon mehrere Zoll lang entwickelt sind, auch nur die geringste Menge solchen Saftes zu erzeugen, der zu ihrer eigenen Vergrösserung verwendbar wäre".

De genoemde evenredigheid tusschen de grootte van het schorsstuk en de wortelvorming houdt op, zoodra zich bladeren ontwikkelen.

Het is voorts hoofdzakelijk door de waarnemingen der ontwikkeling van stekken, in water geplaatste takken, dat hij tot de volgende conclusie komt: Alleen door de vereenigde werkzaamheid van wortels en bladeren wordt assimiliatie van de door beide opgenomen voedingsstoffen mogelijk. Geen van beide zijn afzonderlijk daartoe in staat. Er zijn bij de hoogere plant twee verschillende sappen, een waterig, niet „bildungsfähig", dat door de wortels wordt opgenomen en door het houtlichaam omhoog stijgt, en een plastisch, welke slechts uit de genoemde stof na inwerking van de door de bladeren opgenomen atmosphaerische substantie ontstaat; deze laatste wordt door de schors vervoerd en wel in hoofdzaak omlaag, doch ook wel, waar dit noodig is, omhoog, zij het ook over minder grooten afstand. Ook de laatstgenoemde vraag, betreffende de organen of weefsels waarin het transport der plastische stoffen plaats vindt, wordt beantwoord

op grond van stekproeven. TH. HARTIG en MOHL hadden reeds aangetoond, dat de z.g. bast een veel gecompliceerder orgaan is, dan men aannam, en dat men, in plaats van de verdikte bastvezels, de langgestrekte, dunwandige buizen, de „Gitterzellen" (MOHL) of „Siebröhren" (HARTIG) als het meest essentieele element moest beschouwen. Zij hadden ook reeds het vermoeden uitgesproken, dat het deze buizen waren, die zorgden voor de omlaagleiding van „het geassimileerde sap".

HANSTEIN leverde nu door zijn stekproeven het eerste bewijs voor deze veronderstelling. Het bleek hem nl., dat wanneer men stekken nam van planten, waarbij hout- en schorssysteem door het cambium volkomen gescheiden waren en deze niet te ver boven de basis ringde, er geen of weinig wortels aan de basis gevormd werden, doch hoofdzakelijk aan de bovenzijde van de ringwond. Deed hij nu hetzelfde met stekken van Monocotylen en Dikotylen, welke in het merg een aantal volkomen vaatbundels bezitten *(Piperaceae, Nyctaginaceae)* of zoodanige, waar „Bündel sehr feiner röhriger Zellen im Gebiete des Markes" aanwezig zijn (*Solanum dulcamara, Nerium Oleander* e. a.), dan trad de wortelvorming òf alleen aan het ondereind op òf dáár en bovendien boven den ring. HANSTEIN concludeert hieruit, dat het de genoemde dunwandige elementen zijn, die met groote waarschijnlijkheid dienen voor het transport van het plastische sap. De mogelijkheid, dat ook andere deelen van het schorssysteem (speciaal het schorsparenchym) deelnemen aan dit transport, laat hij echter open. [1])

Ook in een artikel van TH. HARTIG (1862) zijn proeven met stekken vermeld (p. 82 en 84), die in ons verband van eenig belang zijn: Hij plaatst een aantal eenjarige wilgestekken horizontaal in losse aarde, om na te gaan of ook in dezen stand („einer Verbreitung des Bildungssaftes gleich günstige Lage") het apicale deel, boven den eersten zich ontwikkelenden knop, geregeld afsterft, zooals dit bij stekken in gewonen stand steeds het geval is. Dit bleek inderdaad zoo te zijn; zelfs als een betrekkelijk laag geplaatste knop zich als „Triebknospe" ontwikkeld had, bleek het geheele er boven zich bevindende deel, zonder spoor van houtvorming of beworteling, te zijn afgestorven.

HARTIG leidt hieruit af, „dass die normale Verwendung von Bildungssäften an die Mitwirkung eines Knospenlebens gebunden

[1]) Het is m. i. dan ook niet geheel juist als SACHS (Exp. Physiologie, 1865, p. 383) zegt: „HANSTEIN sprach sich nun in der genannten Arbeit, dahinaus, dass diese Gewebeform überhaupt die einzige sei, welche für die Zuleitung der Bildungsstoffe in Betracht kommt, und dass das Parenchym an der Leitung nicht betheiligt ist."

sei, dass von diesem aus die Bildungssäfte des Bastkörpers nur in der Richtung nach den tieferen Baumtheilen hin sich bewegen können". — De overige waarnemingen eveneens aan stekken, hebben hoofdzakelijk betrekking op de cambiumvorming. Hij merkt op, dat deze, ook bij inversen stand, van den knop naar de basis voortschrijdt. Bovendien echter, bij invers geplaatste stekken met basale callusvorming, van de basis uit in apicale richting. De cambiumvorming is dus niet onvoorwaardelijk aan de knopwerkzaamheid gekoppeld: „Die Knospenthätigkeit kann ersetzt werden durch jedes neu gebildete reproductive Zellgewebe". Wat de wortelvorming betreft, neemt hij waar, dat ook bij invers geplaatste stekken sterke wortelvorming optrad dicht onder den basalen calluswal van het naar boven gekeerde snijvlak (in vochtige lucht). De apicale wortelvorming (in nat zand) was aanmerkelijk geringer. Terwijl de scheutvorming overal uit reeds gevormde bladokselknoppen geschiedt, neemt men bij de nieuw gevormde wortels waar, dat hun as zich steeds voortzet in een mergstraal „und lässt sich die Entstehung der Stecklingwurzeln aus einer Metamorphose von Markstrahl-Zellgewebe leicht und sicher nachweisen".

BOEHM (1867) bevestigt de waarnemingen van HANSTEIN aan geringde en in water geplaatste stekken, voor zoover deze zich in „glasirte Thoncylinder" bevonden. De door HANSTEIN gegeven verklaring (op grond van de hoeveelheid aanwezige of toegevoerde plastische stoffen) bestrijdt hij echter: 1°. omdat, wanneer men stukken van de grootte van het onderste (zich onder den ring bevindende) takstuk op zich zelf met het ondereind in water plaatst, blijkt, dat een zoodanig stuk genoeg reservestoffen bevat om knoppen en wortels te vormen; 2°. omdat, wanneer men de geringde takken geheel in vochtige atmospheer brengt, overal „unbeirrt von jeder Ringwunde" gelijkmatig wortels ontstaan. BOEHM is van oordeel, dat de wortelvorming bij de geringde takken aan het onder water zich bevindende deel door zuurstofgebrek achterwege blijft. Bij takken, die in glazen cylinders aan het zonlicht blootgesteld werden, nam hij krachtige wortelvorming onder de ringwond waar en boven de wond aanvankelijk geen of geringe wortelvorming; bij afsluiting van het licht echter geen wortelvorming aan het onderste deel. Ook bij geheel ondergedompelde takken trad, wanneer zij aan het zonlicht blootgesteld waren, een krachtige ontwikkeling van wortels (en loten) op; onder dezelfde omstandigheden, doch onder afsluiting van het licht, geen wortelvorming. BOEHM meent al deze verschijnselen te moeten verklaren uit het feit, dat „die

grün berindeten Stecklinge" onder invloed van het licht zuurstof vormen. Wel is het opvallend, dat ook proeven met uitgekookt water dezelfde resultaten gaven. „Wenn man jedoch bedenkt, dasz das ausgekochte Wasser begierig Luft anzieht, so hat dieses Resultat, obwohl das Wasser täglich durch frisch ausgekochtes ersetzt wurde, nichts überraschendes". (?)

Ook wijst BOEHM er op, dat er een zeker verband bestaat tusschen de wortelvorming en „die Zahl und Ueppigkeit der neu gebildeten Triebe und deren Blätter". Dit geldt zelfs wanneer, bij cultuur in gedistilleerd water, door wegingen blijkt, dat er volstrekt geen gewichtstoename plaats vond. Ook is bij van knoppen beroofde stekken de wortelvorming geringer dan bij intacte, ofschoon toch bij de eerste al het reservemateriaal voor wortelvorming beschikbaar is. Kort samengevat mag men dus zeggen, dat BOEHM de beteekenis van de zuurstof bij dergelijke proeven waarschijnlijk gemaakt heeft en dat hij gewezen heeft op de correlatie tusschen loot- en wortelvorming.

STOLL (1874) handelt hoofdzakelijk over de callusvorming, doch levert ook eenige gegevens betreffende de wortelvorming bij eenjarige stekken van verschillende kruid- en houtachtige gewassen. Volgens zijn waarnemingen ontstonden de wortels nooit in het callus zelf, maar steeds op eenigen afstand boven het snijvlak. Soms weliswaar zoo dicht er bij, dat de wortel door het callus heendringt. Zoo verklaart hij het door CRUEGER (Bot. Zeit. 1850) vermelde: „Aus dem Kallus, dem nächsten Produkt der Abgrenzungschicht, treten die Wurzeln hervor; aber nicht immer. Häufig bildet sich am Steckling ein Kallus und die Wurzeln treten oberhalb desselben aus der Rinde". Hij merkt voorts op, dat die stekken, welke geen callus vormden, zeer spoedig wortels voortbrachten, terwijl bij andere, met rijke callusvorming, de wortels zich veel later ontwikkelden. Hij is daarom van meening, dat het callus, zoolang de wortels ontbreken, tot op zekere hoogte hun functie vervult. Hiervoor spreken volgens schrijver eenige eigenaardigheden in den bouw en voorts het feit, dat het callus, wanneer dit onmiddellijk nadat het uit den grond genomen is met lakmoespapier in aanraking gebracht wordt, een roode verkleuring veroorzaakt, evenals wortelharen en jonge wortels.

Indien ook al, als gevolg van de gewijzigde opvatting van het transport der bouwstoffen in de plant, de oude beschouwing betreffende de vorming der basale calli en wortels onhoudbaar was geworden en men er toe gedwongen werd deze op te vatten als regeneratie-verschijnselen, welke op zich zelf beschouwd en

verklaard moeten worden, allerminst is hiermede gezegd, dat de verschillende beschouwingen over deze verschijnselen niet zeer uiteen loopen. Het zou te ver voeren, hier op de verschillende theorieën betreffende het wezen der regeneratie in te gaan. Zooals bekend is, bewegen deze zich in hoofdzaak in twee richtingen: causaal-physiologisch of vitalistisch. Ik moet hier echter volstaan met de hoofdzaken, voor zoover deze op de wortelvorming betrekking hebben, te vermelden.

Van groote beteekenis waren de onderzoekingen van VOECHTING. Zijn beschouwing over de p o l a r i t e i t, welke hij sterk op den voorgrond plaatst, is fel bestreden, doch heeft, mede hierdoor, veel invloed gehad op den verderen gang van het onderzoek. Ik wil trachten een kort overzicht te geven van VOECHTING's onderzoekingen op dit gebied. Dit lijkt mij gewenscht daar zij in een aantal, waaronder zeer uitvoerige, publicaties zijn neergelegd en het in het experimenteele deel van mijn werk noodig zal zijn er somtijds op terug te komen.

VOECHTING (1878) stelde zich deze vragen: „Door welke krachten, inwendige zoowel als uitwendige, wordt de plaats der belangrijkste nieuwvormingen, der wortels en loten, aan gegeven plantendeelen bepaald?" En voorts: „Hoe werken diezelfde krachten op de ontwikkeling van reeds voorhandene, maar rustende beginsels der genoemde vormingen?" Hij onderzocht deze vraagstukken bij stengels, wortels en bladeren, gaat in de eerste plaats na, welke inwendige „krachten" hierbij in het spel zijn en vervolgens, hoe uitwendige factoren (vooral de zwaartekracht) het proces beïnvloeden. Zijn beschouwingen zijn, wat den stengel betreft, hoofdzakelijk gegrond op waarnemingen aan stekken van *Salix*-soorten en eenige andere houtgewassen *(Lycium barbarum, Sambucus nigra)* en kruiden *(Tradescantia, Begonia);* verreweg het uitgebreidst zijn de onderzoekingen met *Salix*. Wat den wortel betreft, zijn het in hoofdzaak proeven met *Populus dilatata;* voorts eenige met *Paulownia imperialis* en *Ulmus campestris;* wat de bladeren betreft met eenige *Begonia*-soorten, verder *Heterocentron diversifolium* en *Cardamine pratensis.*

Het hoofdresultaat van het onderzoek is het constateeren van een zekere „polariteit" bij den stengel en den wortel en het ontbreken daarvan bij het blad. Deze polariteit uit zich als een constante tegenstelling tusschen de basale en de apicale pool, wat betreft de daar optredende orgaanvorming: stengelstukken vormen aan de basale pool wortels, aan de apicale spruiten; bij den wortel is het juist andersom: basaal spruiten, apicaal wor-

tels.[1]) Bij het blad is de orgaanvorming tot de basis beperkt, hier treden zoowel wortels als stengels op. Het verschil tusschen den stengel en wortel ééner- en het blad andererzijds brengt VOECHTING in verband met den, in het algemeen, onbegrensden groei der eerstgenoemden tegenover den begrensden groei van het blad. Het betoog, waarmede hij dit toelicht, is vrij zwak; VOECHTING twijfelt echter niet aan het bestaan van dit verband, ofschoon hij niet beslist het verschil der regeneratie-verschijnselen als g e v o l g van dezen verschillenden groei wenscht te beschouwen. Hij laat de mogelijkheid open „dass beide als Schwesterfolgen auf ein und derselben Ursache beruhen".... „Wie dem auch sei: soviel ist sicher, dass zwischen beiden Erscheinungen der innigste Zusammenhang besteht".

Wat den stengel betreft: de grootte en de invloed van de polariteit is verschillend, àl naar den leeftijd en den bouw der takken. Het eenvoudigste uit zij zich bij objecten, die geheel vrij zijn van orgaanbeginsels, zooals bepaalde internodiumstukken. Hier ontstaan de nieuwvormingen op de volgens de polariteitswet aangegeven plaatsen. Zijn er alleen knoppen en geen wortelbeginsels, dan ontstaan de wortels eveneens aan de basis. Wordt echter de homogeniteit van de as verbroken, ook t. o. van de wortelbeginsels, dan worden de verhoudingen ingewikkelder. Indien deze beginsels even krachtig zijn, zal de polariteit zich in het algemeen hierin uiten, dat de lengte en de zwaarte der wortels van de basis naar den top langzaam afneemt. De polariteit uit zich het sterkst bij jonge takken. Met toenemenden ouderdom wordt zij zwakker; wanneer dan tevens verschillen in de wortelbeginsels optreden, kan het beeld onduidelijk worden. Immers ieder wortelbeginsel is de zetel van een speciale kracht, onafhankelijk tot op zekere hoogte van de algemeene inwendige kracht (der polariteit). Volgens deze laatste ontstaan de wortels aan de basis. Bevinden zich nu de beginsels aan de basis dan werken beide krachten in denzelfden zin. Liggen zij daarvan verwijderd dan in divergeerenden zin en wel des te meer, naarmate de afstand van de beginsels tot de basis grooter is en naarmate deze zelf meer ontwikkeld zijn. Hieraan is vooral ook steeds te denken in die gevallen, waarin zoowel basale wortels (zuivere nieuwvormingen) gevormd worden als wortels, welke uit gepraeformeerde beginsels ontstaan, of althans op plaatsen, b.v. op de knoopen, die een zekere praedispositie tot wortelvorming schijnen te bezitten.

[1]) PFEFFER heeft voor dezen vorm van polariteit voorgesteld: „Verticibasalität"; deze zeer juiste doch eenigszins omslachtige uitdrukking heeft, naar het schijnt, weinig ingang gevonden.

Over het wezen der polariteit uit VOECHTING zich aanvankelijk (Organbildung I) slechts in vrij vage bewoordingen. Zij is een „Eigenthümlichkeit dem Zweige inhärent, ihm durch Vererbung überkommen". Zij behoort tot de krachten, die hij (in zijn inleiding) omschrijft als „morphologische Kräfte", „vererbte innere Kräfte", welke vormbepalend optreden, en welke hij stelt tegenover die krachten, die naar hun algemeenen physischen of chemischen aard bekend zijn (diffusie, chemische omzettingen enz.).[1]) Zij is waarschijnlijk te beschouwen als „die Resultirende aus einer ganzen Summe von Ursachen". VOECHTING behandelt haar voorloopig echter „als eine durch ihre Wirkung bestimmt umschriebene Kraft", en wel een kracht, die eerst tot uiting komt, bij afscheiding van deelen eener plant: „Sobald wir also einen Zweig oder ein Stück desselben vom Mutterstamme trennen, werden in ihm besondere Kräfte wach". Een enkele maal duidt de schrijver deze aan met de namen „Apicalkraft" en „Basalkraft". De polaire tegenstelling is ook in ieder knoploos internodiumstuk voorhanden. De vraag of „jener Gegensatz selbst noch in einem Querschnitt ruht, der nur die Höhe von der Länge einer intacten Cambialzelle hat", is niet direct experimenteel te behandelen. VOECHTING neemt echter aan, dat ze „unbedingt zu bejahen" ist.

In het wezen der polariteit dringt VOECHTING (in Organbildung I) overigens niet door. Er wordt echter herhaaldelijk een zeker verband aangeduid: 1°. met den groei van het orgaan; 2°. met de geleiding der plastische Stoffen. Wat het eerste betreft merkt hij op, dat de richtingen waarin de polariteit werkt, samenvallen met de beide normale tegengestelde groeirichtingen aan de plant. De op zich zelf beschouwde tak aan den boom heeft weliswaar slechts één groeirichting: „allein er stellt doch nur einen Theil einer grösseren gleichsinnig wachsenden Gemeinschaft dar, der ein anderes, die entgegengesetzte Richtung verfolgendes System gegegenüber steht". Zooals reeds vermeld werd, brengt VOECHTING ook het verschil in de regeneratieverschijnselen bij den stengel en den wortel eener- en het blad andererzijds met den verschillenden groei dezer organen in verband.

---

[1]) Een principieel verschil bestaat hier volgens VOECHTING echter niet: de laatstgenoemde zijn bekend in hun werking, de eerste niet. Ten slotte berust alles op „de moleculaire structuur der cellen". Was deze volledig bekend, dan lieten zich ook de „morphologische Kräfte" hieruit geheel verklaren. Voorloopig mag men deze echter als „Kraftformen eigner Art" opvatten.

Wat het tweede betreft, min of meer terloops wordt op dit verband gewezen. Zoo wijst hij er op (p. 35), dat men door een ringsnede een takstuk in twee „Lebenseinheiten" kan verdeelen: „Um zwei Lebenseinheiten zu erhalten, bedarf es daher einer localen völligen Entfernung der inneren Rinde, des Weichbastes und des Cambiums, derjenigen Theile, welche vorwiegend die Leiter der plastischen Stoffe darstellen". Reeds een partieele ringsnede doet aan een stek een (bijzondere) top en basis ontstaan, waarbij men vaak boven de snede begin van wortelvorming kan waarnemen; deze partieele snede behoeft vaak slechts weinige m.M. breed te zijn. Hieruit blijkt, dat iedere dwarse doorsnijding van de binnenste schors en het cambium zelfs dan een top en een basis doet ontstaan, wanneer rondom de snede het weefselverband volkomen behouden blijft. „Sobald der longitudinale Zusammenhang zwischen denjenigen Elementen, welche vorzugsweise die plastischen Substanzen führen, an irgend einem Orte aufgehoben wird, zeigen sie daselbst den polaren Gegensatz zwischen Spitze und Basis." Nergens echter gaat VOECHTING nader op dit verband in. Nadrukkelijk wordt gezegd, dat de polariteit is op te vatten als een „morphologische kracht", die zijn oorsprong heeft in den bouw van het organisme en vooralsnog niet verder te analyseeren is; daarnaast wordt echter min of meer terloops gewezen op de onderbreking van den longitudinalen samenhang der elementen, welke plastische stoffen geleiden. Daardoor behoudt de behandeling van het polariteitsvraagstuk iets vaags en halfslachtigs.

VOECHTING heeft verder veel aandacht geschonken aan den invloed van uitwendige factoren op de regeneratieverschijnselen en wel: *a.* de werking van water-contact; *b.* de werking van water onder verhoogden druk; *c.* de werking van de aanraking met een vast lichaam; *d.* de invloed van het licht; *e.* van de zwaartekracht; en ten slotte, *f.* van groeiverschijnselen.

Bij de werking van het water-contact komt zoowel de invloed van het water zelf als van de daarin opgeloste zuurstof ter sprake. De uitwendige aanraking der objecten met vloeibaar water is voor den aanleg der nieuwvorming van geringe beteekenis; zij treedt tegenover de inwendige factoren geheel op den achtergrond. De verdere ontwikkeling der wortels kan zij echter sterk bevorderen; de knoppen daarentegen ontwikkelen zich in de lucht sneller dan in het water. Wanneer de stekken grootendeels of geheel ondergedompeld worden, komt vooral de afsluiting van de zuurstof in het spel. De in het water opgeloste zuurstof bleek (na verscheidene weken) wel voldoende voor de noodzakelijke ademhalingsprocessen, doch niet voor de produktie van

nieuwvormingen (afgezien van de lenticellenwoekering). Blijft een deel van den tak aan de lucht blootgesteld, dan vindt er door den tak (waarschijnlijk hoofdzakelijk door het houtlichaam) een toevoer van zuurstof naar de ondergedompelde deelen plaats. Dientengevolge ziet men dan in het algemeen, dat de wortels en spruiten zich het snelst ontwikkelen in de nabijheid van het wateroppervlak en naar onderen toe geleidelijk in lengte afnemen. De paragraphen *b* en *c* behelzen weinig van beteekenis. Wat de invloed van het licht betreft, bevestigen de waarnemingen van den schrijver over het geheel de meening, dat de duisternis de vorming van wortels aan de planten zou begunstigen, wat men in de oudere botanische en tuinbouwkundige literatuur meermalen vermeld vindt. In het bijzonder bleek bij een groot aantal waarnemingen met wilgetakken, dat het licht een remmenden invloed heeft, zoowel op den eersten aanleg van wortels, als op de eerste stadiën van het uitgroeien van reeds voorhanden zijnde beginsels. Dit is uitsluitend een functie van het lichtende deel van het spectrum. De waarnemingen betreffende den invloed van het licht op de ontwikkeling der knoppen zijn van geringe beteekenis.

Het uitvoerigst is de invloed van de zwaartekracht behandeld. Een groot aantal waarnemingen werden verricht aan wilgetakken, die in schuinen stand onder verschillende hoeken met de loodlijn geplaatst werden, deels ook horizontaal en invers (verticaal) opgehangen. Als algemeen resultaat is te vermelden, dat naast de polariteit de invloed van de zwaartekracht zich doet gevoelen, in een bevordering van de ontwikkeling der naar boven gerichte knoppen. De invloed van de zwaartekracht werd voorts aan horizontaal geplaatste takken gedemonstreerd door deze, nadat de knoppen aan den top en de bovenzijde begonnen uit te loopen, 180° te draaien, zoodat de vroegere onderzijde nu bovenzijde werd. De thans naar onderen gekeerde knoppen bleven spoedig in ontwikkeling staan, terwijl de naar boven gerichte zich ontwikkelden. Hieruit bleek, dat niet een aanvankelijk gegeven stoot voldoende is om de plaats van het uitgroeien en de ontwikkeling der loten voor altijd te bepalen, doch dat (onder de gegeven omstandigheden) haar inwerking voortdurend noodig is om het bedoelde effect te weeg te brengen.

De invloed van de zwaartekracht op het uitgroeien der wortels was minder duidelijk en algemeen waar te nemen. In een aantal gevallen, speciaal bij zeer gelijkmatig ontwikkelde takken, was weliswaar de invloed duidelijk zichtbaar, de wortelvorming vindt dan (behalve aan de basis) hoofdzakelijk aan de onderzijde plaats, doch daartegenover stonden talrijke gevallen, die minder goed met de theorie overeenstemden.

De vermelde waarnemingen hebben betrekking op het eindresultaat der proeven. Doch ook op de eerste ontwikkelingsstadiën van de voorhanden wortelbeginsels is de invloed waarneembaar. Bij het horizontaal plaatsen van verticaal gegroeide takken (afgesneden, het ondereind in water) bleek als regel het aantal wortelopzwellingen aan de onderzijde wel wat grooter te zijn (b.v. in de verhouding 40 : 32).

Uit eenige van dergelijke proeven concludeert VOECHTING, dat wanneer door het afsnijden van een tak de inwendige impuls tot wortelvorming gegeven wordt, het uitgroeien van de beginsels op de onderzijde sneller plaats vindt, dat echter in het verdere verloop het verschil meestal aanmerkelijk geringer wordt.

Enkele proeven met takken, die aan den boom reeds een horizontalen stand hadden, maken het waarschijnlijk, dat de zwaartekracht op de grootte en ontwikkelingsvatbaarheid van de wortelbeginsels in de schors der takken ook dan reeds invloed uitoefent, wanneer de takken zich nog aan den boom bevinden. In elk geval is hiermede bij proeven rekening te houden.

Dat het inderdaad de zwaartekracht is, die in de genoemde gevallen het verschil in onder- en bovenzijde veroorzaakte, werd aangetoond door takken in horizontalen stand aan langzame rotatie te onderwerpen. Deze gedroegen zich, wat de regeneratieverschijnselen betreft, als waren zij vertikaal opgehangen. „Ueber das Verhältniss der Grösse ihrer Wirksamkeit zu der inneren Kraft lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes angeben. Nur soviel ist sicher, dass sie beträchtlich hinter diese zurücktritt."

De invloed van de zwaartekracht werd verder nagegaan bij een kruidachtige plant, *Heterocentron diversifolium*. Hierbij ontstaan bij normaal verticaal opgehangen stengelstukken de wortels bijna steeds uitsluitend aan de basis, bij inversen stand vindt men niet zelden, dat ook verder van de basis, op knoopen of zelfs internodiën zich wortels ontwikkelen. Uit verschillende waarnemingen concludeert VOECHTING, dat bij de bepaling van de plaats der nieuw ontstane wortels de zwaartekracht een belangrijke rol speelt. Het blijkt, dat deze takken met groot gemak wortels vormen (als zuivere nieuwvormingen). Op dit vermogen werkt de zwaartekracht aan omgekeerd hangende takken zóó in, dat (in vele gevallen) wortels ook op zekeren afstand van de basis aangelegd worden. Ook bij horizontaal geplaatste takken was de bevordering der wortelvorming aan de onderzijde waar te nemen.

Voorts werd de invloed van de zwaartekracht op het ontstaan der adventiefspruiten aan wortelstukken nagegaan; hierbij komt VOECHTING echter niet tot vaste resultaten. Hij schrijft dit hieraan toe, dat de wortels reeds aan de moederplant zeer verschillende

richtingen aannemen. Niettemin was in een aantal gevallen, bij horizontaal geplaatste wortelstukken, (van *Ulmus campestris)* een bevoorrechting van de bovenzijde waar te nemen. Vaak echter ontstonden de adventiefspruiten uit het basale callus, in zeer enkele gevallen ook uit het apicale callus. De vorming van zijwortels is aanmerkelijk geringer, dan die van adventiefspruiten. Reeds vroeger (p. 91) wees V. er op „dass die verschiedenen morphologischen Gebilde mit grösserer Leichtigkeit das Ungleichartige, als das Gleichartige erzeugen. Ein Internodium bringt leichter Wurzeln, als Knospen hervor; ein Wurzelstück leichter Knospen als Wurzeln".

De paragraaph, welke handelt over de „Einflusz von Wachsthums-Erscheinungen", bevat eenige waarnemingen over den invloed van krommingen (actieve zoowel als passieve) op de vorming van wortels en de ontwikkeling der knoppen; deze zijn in ons verband van weinig belang.

Het laatste hoofdstuk, waarin onder den titel „Verschiedenes", een aantal waarnemingen, betreffende omkeeringsproeven, vermenigvuldiging door afleggers en stekken, afstooting van deelen, voorts theoretische beschouwingen over de deelbaarheid van planten en dieren en over de „physiologische Individualität" zijn samengevat, kunnen we hier eveneens laten rusten.

De beschouwingen van VOECHTING over de polariteit zijn krachtig bestreden door SACHS, in zijn bekende verhandeling over „Stoff und Form der Pflanzenorgane" (1880). Hiervan handelt paragraaf 4 over de regeneratie van wortels en stengelspruiten aan stukken van stengels, wortels, geheele bladeren of deelen daarvan en speciaal over „die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Wurzeln und Sprosse an einem abgeschnittenen vegetativen Stück einer Pflanze". Hierbij stelt SACHS in de eerste plaats de vraag: „Warum überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt". Deze vraag wordt beantwoord op den grondslag van een in deze verhandeling opgestelde theorie. Het is de bekende theorie der s p e c i f i e k e v o r m i n g s s t o f f e n, waarbij wordt aangenomen, dat er evenveel specifieke vormingsstoffen als verschillende orgaanvormen aan de plant te onderscheiden zijn. In de zich ontwikkelende plant vindt een reeks van processen plaats, een opeenvolgende productie van zulke vormingsstoffen, eerst b.v. alleen stengelvormende en wortelvormende, dan steeds meer differentiatie. Wat den aard dezer stoffen betreft, zijn er volgens SACHS twee mogelijkheden: de verschillen liggen in de bouwstoffen zelf of er zijn bepaalde stoffen in zeer kleine quantiteiten aanwezig, die de bouwstoffen „dazu bestimmen in verschiedenen organischen For-

men zu erstarren". Hij stelt zich voor, dat deze stoffen in de bladeren ontstaan (zie pag. 470), „dass in den assimilirenden Blättern Bildungssäfte erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Blüthen oder andere Organe hervorzubringen".

Voor ons zijn thans alleen de wortel- en stengelvormende stoffen van belang. SACHS neemt aan, dat de vormingsstoffen der wortels van uit de bladeren naar omlaag vloeien naar het wortelsysteem en de stengelvormende stoffen omhoog naar de vegetatiepunten der takken. De beteekenis van de afscheiding (Abtrennung) van een deel is deze, dat het normale afvloeien dezer stoffen verhinderd wordt; er ontstaat aan deze beide snijvlakken een ophooping dezer stoffen. De regeneratie „überhaupt" wordt op deze wijze verklaard, doch ook het verschil der beide polen (dus „die räumliche Anordnung"). Over de oorzaken van de beweging dezer stoffen zegt SACHS weinig. Het is echter duidelijk, dat hij daarbij aan de zwaartekracht groote beteekenis toekent. Van den invloed op de zich omlaag bewegende wortelvormende stoffen kan men zich misschien een voorstelling vormen. Nergens echter laat SACHS zich er over uit, hoe hij zich dien invloed op de omhoog gerichte beweging der stengelvormende stoffen denkt, een werking, die toch wel even duister is als de denkbeelden van VOECHTING, die hij scherp veroordeelt wegens hun „geheimzinnigheid". VOECHTING's polariteit, als een erfelijke, inwendige kracht, „durch Spitze und Basis bedingt", verwerpt hij. Hij wijst er op, dat VOECHTING zelf in zijn hoofdstuk over de inwerking der zwaartekracht op de ruimtelijke verdeeling der geregenereerde wortels en stengels in vele gevallen den invloed daarvan heeft aangetoond. SACHS meent nu, dat ook die schijnbaar erfelijke kracht op te vatten is „als eine durch die vorausgehende, dauernde Einwirkung der Schwere (und des Lichtes) verursachte Prädisposition". Hij grijpt terug op het denkbeeld van DUHAMEL DU MONCEAU, dat de knoppen boven, de wortels onder ontstaan. Dit denkbeeld geeft hij een nieuwe inkleeding: hij is van meening, dat de ruimtelijke verdeeling van wortels en knoppen „ganz vorwiegend" daar van afhangt, welk eind van het plantendeel gedurende zijn normalen groei omhoog en welk omlaag gekeerd was, zoodat deze verdeeling zelf als een gevolg van de werking der zwaartekracht (misschien onder medewerking van het licht) is op te vatten. Weliswaar meent VOECHTING te kunnen aantoonen, dat de polariteit niet ingrijpend gewijzigd wordt bij inversen stand, doch SACHS brengt hiertegen in: 1°. Het meerendeel der proeven van VOECHTING is genomen met stengel- of worteldeelen, die van te voren in verticale richting gegroeid waren. Gedurende hun ontwikkeling heeft de zwaartekracht er

voortdurend op ingewerkt en deze kan een „innere Disposition" veroorzaakt hebben, die bij de regeneratieverschijnselen tot uiting komt onafhankelijk van den stand, die het plantendeel dan t.o. der zwaartekracht inneemt. Hij acht het een leemte, dat VOECHTING op dit punt niet steeds gepraeciseerd heeft. 2°. Te weinig beteekenis hecht VOECHTING aan het (door V. zelf herhaaldelijk waargenomen) feit, dat bij inversen stand de invloed van de zwaartekracht zich in vele gevallen dan toch zeer duidelijk doet gevoelen. Wanneer nu, zoo redeneert hij, bij de regeneratie de invloed der zwaartekracht op de ruimtelijke verdeeling der regeneraten is waar te nemen, zou het toch wel zeer vreemd zijn als deze invloed ook niet reeds op de onbeschadigde plant zou werken: „Mit der Konstatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die Organbildenden Stoffe einwirkt." Behalve aan de zwaartekracht meent SACHS ook aan het licht een zekere beteekenis te moeten toekennen voor de beweging der orgaanvormende stoffen: „die wurzelbildende Substanz werde in der Richtung des Strahles von der Lichtquelle hinweg, die sprossbildende dagegen zur Lichtquelle hingetrieben". De aangevoerde feiten zijn echter geheel onvoldoende om dit te demonstreeren.

Behalve theoretische beschouwingen, bevat het stuk van SACHS ook eenige proeven, waaraan argumenten tegen de opvatting van VOECHTING te ontleenen zouden zijn: „Es kam offenbar darauf an, an senkrecht abwärts wachsenden Sprossen VOECHTING's Meinung zu prüfen". Hij kiest hiervoor de horizontaal en verticaal omlaag gerichte rhizomen van *Yucca* en *Cordyline*. Uit zijn waarnemingen hieraan concludeert hij, dat deze rhizomen, wat de vorming der zijknoppen en wortels betreft, niet voldoen aan de polariteitsregel, welke VOECHTING voor den stengel opstelt, doch veeleer den regel voor wortels volgen, daar zij aan het basale eind knoppen, aan het apicale wortels vormen. Hij besluit hieruit, „dass es sich gar nicht um den so genannten morphologischen Unterschied von Sprossen und Wurzeln handelt, und dass ebenso die von VOECHTING angenommene Bedeutung von Spitze und Basis nicht besteht".

De geheele gedachtengang van SACHS bevreemdt ons zeer. Immers, VOECHTING legt nergens den nadruk op het genoemde morphologische verschil. Integendeel wijst hij er op (pag. 110, voetnoot) „dass es nicht etwa die morphologische Natur eines Gebildes ist, welche den Ort der uns beschäftigenden Neubildungen bestimmt, sondern dass dieser von der Wachthumsweise desselben abhängt". Een ander bezwaar tegen de conclusies van SACHS is

het volgende: Van de bladknoppen aan het basale (dus bovenste) deel der rhizomen, welker ontwikkeling hij waarneemt, zegt hij: „von denen ich nicht angeben kann, ob sie schon längere Zeit vorher als ruhende Augen vorhanden waren, oder erst neu entstehen, ein Unterschied, der übrigens hier ebenso wenig wie bei VOECHTING's Beobachtungen zu bedeuten hat, da die fraglichen Ursachen bei der Anlage wie bei der Ausbildung der Organe thätig sind". Dit is m. i. niet juist, daar het feit of de knoppen reeds in meer of minder gevorderden toestand aanwezig zijn het eindresultaat, sterk kan beïnvloeden; eveneens een feit, waarop VOECHTING herhaaldelijk gewezen heeft.

VOECHTING heeft de bestrijding van SACHS weerlegd in „Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen" (Botanische Zeitung, 1880). Tegenover de opvatting van SACHS, dat „der innere Gegensatz", (die zich uit in de polariteit) een gevolg zou zijn van de inwerking der zwaartekracht op de nog jonge, groeiende deelen, stelt hij in de eerste plaats zijn waarnemingen aan treurboomen (*Fraxinus excelsior*, var. *pendula* en *Salix purpurea*, var. *pendula*). De polariteit uit zich hier op volkomen dezelfde wijze als bij de rechtopgroeiende vormen. De polaire tegenstelling moet dus ook hier van erfelijken aard zijn, door overerving van de normaal groeiende verkregen. Terwijl hij dus de opvatting bestrijdt als zou de polariteit in ieder zich ontwikkelend orgaan onder invloed der zwaartekracht ontstaan, laat hij de mogelijkheid open, dat zij historisch ontstaan is, door den geaccumuleerden invloed daarvan op tallooze opeenvolgende generaties. (In verband daarmede ontwikkelt hij een hypothese „über dass allmähliche Höherwerden der Pflanzen auf der Erde".)

Hij wijst er echter op, dat de waarnemingen aan bladeren gedaan, niet gunstig zijn voor deze beschouwing. Immers, het blad is gedurende zijn ontwikkeling aan een rechtopstaanden tak meestal vrij wel omhoog gericht. Toch ontstaan zoowel knoppen als wortels aan de basis; dit moet uit inwendige oorzaken verklaard worden, „kann seinen Grund nur in der Wachtsthumsweise der Blätter haben". De bewering van DUHAMEL, dat het tegen de natuurlijke orde is, wanneer wortels boven de takken optreden, oordeelt VOECHTING in haar algemeenheid onhoudbaar. Hij geeft een aantal voorbeelden om dit te demonstreeren.

De proeven met rhizomen van *Yucca* en *Cordyline* hebben, volgens hem, geen bewijskracht. In de eerste plaats mist hij voldoende kennis van den morphologischen bouw dezer rhizomen, in de tweede plaats het bewijs, dat werkelijk de hier optredende regeneratieverschijnselen door de zwaartekracht bepaald worden. Immers, het is zeer goed mogelijk, dat ze bij deze rhizomen over-

eenkomst vertoonen met die der wortels, en als zoodanig evenzeer van erfelijken aard zijn. Tegenover de waarnemingen van SACHS aan deze rhizomen, stelt hij de zijne aan de hangende takken der treurboomen. Hij leidt er uit af, dat deze „abwärts wachsenden und mit wurzelartigem Charakter versehenen Rhizome" zich als echte wortels gedragen en vergelijkt dit met het reeds door hem zelf vermelde geval, waarbij spruiten met bladachtige groeiwijze zich als echte bladeren gedragen. (Organbildung, pag. 109—110, voetnoot.)

Wat nu den theoretischen grondslag der beschouwingen van SACHS betreft, wijst VOECHTING er op, dat men verwante denkbeelden bij oudere schrijvers kan vinden, b.v. bij DUHAMEL (zie pag. 8) en vrij uitvoerig ook bij MOHL (zie pag. 18). Ook oordeelt hij, dat ze een zekere analogie vertoonen met de pangenesis-hypothese van DARWIN. Hij meent echter, dat men met de theorie der orgaanvormende stoffen niet veel verder komt. Hij voert een aantal bezwaren tegen deze theorie aan: In de eerste plaats de vraag, waarom beide stoffen zich in het blad omlaag bewegen en eerst na hun overgang in den stengel deels omhoog, deels omlaag gaan.

Voorts deze overweging: volgens deze theorie zouden gedurende de vegetatieperioden zich in de wortels wortelvormende stoffen moeten ophoopen. Wanneer men nu stukken van wortels, b.v. van populieren of olm afsnijdt, nabij de uiteinden daarvan, dan zou men moeten verwachten, dat deze hoofdzakelijk wortels zouden produceeren, doch het tegendeel is waar: er worden bijna uitsluitend spruiten gevormd door deze wortelstekken. Hoe verder het optreden van tallooze wortelbeginsels te verklaren, die men b.v. bij de wilg in de schors, vooral in de nabijheid der knoppen aantreft? Waardoor is hier de wortelvormende substantie omhoog gestegen? Alleen door middel van een aantal hulp-hypothesen, waardoor de theorie zeer ingewikkeld zou worden, zou men deze in overeenstemming met de feiten kunnen brengen. Zijn conclusie is dan ook: „Nach allem Angeführten will es mir scheinen, als seien die hypothetischen Vorstellungen dieses Forschers in ihrer jetzigen Gestalt nicht durchführbar."

De strijd is hiermede evenwel niet beëindigd. Ik wil echter over het verder debat slechts kort zijn, te meer, daar het in hoofdzaak theoretische beschouwingen zijn en er niet veel zakelijks aan toegevoegd is. In „Stoff und Form der Pflanzenorgane II", (1882) acht SACHS zich genoodzaakt, „noch einmal den Sinn und Zweck meiner von VOECHTING gänzlich missverstandenen Abhandlung darzulegen". Men moet echter met VOECHTING erkennen, dat het

hier uiteengezette aanmerkelijk afwijkt van den inhoud van „Stoff und Form I". SACHS ontkent de bedoelde regeneratieverschijnselen als gevolgen van de werking der zwaartekracht te hebben opgevat. Bij zijn beschouwing is „zunächst von der Einwirkung der Schwerkraft gar keine Rede, es handelt sich eben darum, dass die betreffenden Stoffe in den Blättern durch Assimilation entstehen und dass sie von dort aus den wachsenden Knospen und Wurzeln gleichzeitig zugeführt werden. Dies geschieht an und für sich ganz unabhängig vor jeder äusseren Einwirkung (z.B.auch bei der Drehung am Klinostaten), weil es eben nicht anders sein kann".

Hier erkent SACHS derhalve het bestaan van inwendige factoren, welke in de eerste plaats de verdeeling der orgaanvormende stoffen beheerschen, al blijft men geheel in het onzekere hoe hij zich deze factoren voorstelt. Met nadruk zegt hij thans, dat men dient te onderscheiden tusschen de „Tendenz" der orgaanvormende stoffen uit de assimilatieorganen naar de knoppen of de wortels te stroomen en het feit, dat bij een gegeven plant een meer of minder groot reaktievermogen van de bedoelde stoffen („oder Organisationsverhältnisse") t.o. van zwaartekracht en licht bestaat. De proeven met treurboomen hebben volgens hem geen waarde. We hebben hier te doen met een geval, waarbij de invloed van de zwaartekracht op het transport der orgaanvormende stoffen, door de andere (inwendige) factoren wordt overheerscht. In het feit, dat wortelvormende stoffen zich soms ook omhoog, stengelvormende zich omlaag bewegen, ligt voor SACHS niets verrassends. In de reservestoforganen komen beiderlei stoffen binnen, opwaarts b.v. naar de zaden, omlaag naar knollen, rhizomen en dergelijke. Hij vermeldt in dit stuk voorts een aantal proeven, waaruit blijkt, dat in vele gevallen de onmiddellijke inwerking van een uitwendige kracht op zich zelf voldoende is om het ontstaan eenerzijds van de wortels, andererzijds van knoppen, op bepaalde plaatsen te veroorzaken. Dit zijn proeven met stengelleden van *Opuntia* species, met wortelknollen van *Thladiantha dubia*, met de knollen van *Dioscorea sativa* en *japonica*. Voorts theoretische beschouwingen, welke we hier kunnen laten rusten. VOECHTING heeft in „Ueber Organbildung im Pflanzenreich, IIer Teil" (1884), in een „Anhang", hierop geantwoord. Hij toont aan, dat de beschouwing in „Stoff und Form II", belangrijk afwijkt van „Stoff und Form I". Hij ziet met voldoening, dat SACHS in II „die Existenz der inneren Ursachen anerkannt"; ontkent echter, dat SACHS reeds in I deze deed gelden.

In de laatstgenoemde was van inwendige factoren nog geen sprake; de bij de regeneratie werkzame inwendige oorzaken, werden opgevat als nawerkingen der uitwendige factoren, in de eerste plaats der zwaartekracht. Hij toont met eenige voorbeelden aan, hoezeer de beschouwingen in de beide verhandelingen uiteenloopen. Zoo spreekt SACHS in I het vermoeden uit, dat stengels, welke zich op de klinostaat ontwikkeld hebben, de polaire tegenstelling niet zouden vertoonen, in II echter wordt het als een vanzelf sprekend feit voorgesteld, dat ook bij deze laatste de wortelvormende stoffen „aus inneren Gründen" naar den wortel vloeien, zoodat noodzakelijkerwijs bij doorsnijding van stengels de wortelvorming aan de stengelbasis plaats vindt.

Het feit, dat het gelukt een aantal uitzonderingen te vinden, doet aan den polariteitsregel in het algemeen geen afbreuk. De kern van de zaak blijft hierin bestaan, dat ieder orgaan, dat men in onderzoek neemt, „innere Bedingungen mitbringt, welche in erster Linie für den Ort der Neubildungen massgebend sind. Erst auf den so ausgerüsteten Körper wirken die äusseren Faktoren mitbestimmend ein". Welke deze inwendige voorwaarden zijn is vooralsnog volkomen onbekend. VOECHTING zoekt ze in de groeiwijze (begrensd of onbegrensd) en deze is volgens hem gebaseerd op den cellulairen bouw, op de totale inwendige structuur der organen. Het is derhalve de configuratie van alle elementen, waaruit deze laatste zijn opgebouwd, de totaliteit der wisselwerkingen tusschen deze onderling, welke in hoofdzaak de plaats der nieuwvormingen bepaalt. Waar SACHS hem verweten heeft, dat hij „neben den gewöhnlichen Kräften der Materie auch noch „geheimnisvolle" andere, sogenannte morphologische Kräfte in Anspruch nimmt", wijst hij er op, dat hij in Organbildung I (p. 5—11) zich duidelijk heeft uitgesproken over deze morphologische krachten. Zij vormen allerminst een groep van op zich zelf staande, principieel verschillende verschijnselen. Zij onderscheiden zich feitelijk alleen dáárdoor, dat zij tot nu toe in hun wezen onbekend zijn, vooralsnog niet voor verdere analyse vatbaar. Het onderscheid is dus niet principieel, doch slechts „temporär"; door ieder nieuw onderzoek kunnen de grenzen verschoven worden.

Voor het overige bevat het II^{de} deel van „Ueber Organbildung im Pflanzenreich" weinig wat hier van belang is. In het hoofdstuk „Der polare Gegensatz an den Pflanzenteilen und seine Beziehungen zum Geotropismus" (pag. 130—136), vindt men in hoofdzaak dezelfde beschouwingen, als in het reeds genoemde artikel „Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen". (Botanische Zeitung 1880.)

Alvorens de verdere ontwikkeling van VOECHTING's denkbeelden en den daarover gevoerden strijd te schetsen, moet ik, ten einde in hoofdzaak de chronologische volgorde te houden, eenige andere publicaties vermelden.

FR. DARWIN (1881), stelt zeer in 't kort de opvattingen van VOECHTING en SACHS tegenover elkaar. Dan volgen eenige waarnemingen (in de natuur) aan *Rubus fruticosus*, een braamsoort, die de eigenschap bezit aan het eind der takken te wortelen. De schrijver is van oordeel, dat er moet zijn „a morphological force in the Bramble which leads to the production of roots at the end of the branches". Eenige waarnemingen aan stekken en „mutilated branches", bevestigen deze conclusie: de zwaartekracht kan wellicht hierbij een rol spelen, de hoofdfactor is ongetwijfeld „some internal morphological force".

Het artikel van MUELLER (1885) is, zoowel wat de vraagstelling als de resultaten betreft, van weinig beteekenis. Het geeft een verslag van eenige proeven met wilgetakken; de soort wordt niet vermeld, evenmin of er met één- of meerjarige takken gewerkt is. Het zijn eenige proeven op zeer kleine schaal, vergelijkingen tusschen stekken in normalen en omgekeerden stand, intacte, geringde en gespletene. De resultaten bevestigen op eenige punten die van VOECHTING. MUELLER vindt, dat de totale productie, zoowel aan wortels als aan stengelscheuten het grootst is in den normalen, rechten stand. Voorts blijkt, dat de totale productie aan wortels bij verwonde (geringde en gespletene) grooter is dan bij intacte; zij is wat de wortels betreft, bij de overlangs gespletene aanmerkelijk grooter dan bij de geringde. Ten slotte eenige waarnemingen betreffende de callusvorming, welke van weinig belang zijn.

WAKKER (1885) geeft een résumé van de beschouwingen van VOECHTING en SACHS. Hij kan zich met geen van beide geheel vereenigen. Hij acht het noodig de echte regeneratieverschijnselen scherp te onderscheiden van de reproductieverschijnselen. Voor de eerstgenoemde kan men VOECHTING's theorie tot op zekere hoogte laten gelden; hij is van oordeel, dat dan „het geheimzinnige er aan ontnomen is". Het feit, dat bij de echte regeneratieverschijnselen knoppen daar ontstaan, waar de stengel verloren gegaan is en „wortels aan dat einde waar vroeger wortels bevestigd waren", mag men niet als de werking van een niet nader te omschrijven kracht beschouwen, maar slechts als de uiting van een algemeenen regel, volgens welken alleen die eigenschappen gefixeerd worden, die voor de plant van nut zijn. Aan de zwaartekracht kent hij slechts een geringen, secundairen invloed op de regeneratieverschijnselen toe.

BEYERINCK (1886) [1]) vergelijkt de ontwikkeling der adventieve organen met die van een zaad: evenals het ontwikkelingsproces daarvan door uitwendige prikkels in gang gezet moet worden, kan men zeggen, dat het ontstaan en de ontplooiing der adventieve organen „unter dem Einfluss solcher äusseren — in diesem Falle aber aus dem Innern der Pflanze herkünftiger — Kräfte steht". Zich aansluitend bij DUHAMEL, KNIGHT, MOHL en SACHS, is hij ook van meening, dat de vorming van wortels en knoppen een direct gevolg is van bepaalde veranderingen in de sapstroomingen, m. a. w. dat deze organen ten gevolge van „voedingsprikkels", inwerkend op het protoplasma van het moederweefsel, ontstaan. Men kan in zeer vele gevallen, zoowel aan stengels als aan bladeren een duidelijken samenhang aantoonen tusschen de plaatsing van het xyleem en van de knoppen, in dien zin, dat de knoppen zich dáár vormen, waar de invloed van den omhoog stijgenden stroom van water en voedingszouten zich 't sterkst doet gevoelen. De stengels en wortels der hoogere planten kenmerken zich door drukkrachten, waardoor het water zich gemakkelijker van onderen naar boven dan omgekeerd beweegt. Dientengevolge moet in een afgesneden stengel- of wortelstuk een tegenstelling aanwezig zijn tusschen basis en top. De bijzondere dispositie tot knopvorming van die weefsels, waar de waterstroom zich heen beweegt, kan hiervan een gevolg zijn.

Daarentegen ontstaan de wortels bijna steeds endogeen en wel, bij de organen met primaire structuur (zoowel wortels, stengels als bladeren) uit het pericambium van den centraalcylinder, al of niet onder deelname van de aangrenzende laag der primaire schors; in secundaire weefsels daarentegen uit de buitenste cambiform- of phloeemlagen en de daaraan grenzende parenchymatische weefsels, dus steeds in de onmiddellijke nabijheid van den weg, dien de neerdalende sapstroom, welke de „plastische voedingsstoffen" aanvoert, volgt. Dientengevolge moet bij afgesneden bladeren onder aan den bladsteel een sterke ophooping van voedingsstoffen plaats vinden en men moet aannemen, dat de wortelontwikkeling wordt opgewekt door een voedselstroom, die zich in het voor wortelvorming geschikte weefsel uitstort. De schrijver wijst er verder op, dat de hier geschetste reguleering van de ontwikkeling der knoppen en wortels voor de plant zeer nuttig is. De knoppen, bestemd om een groene tak te vormen, hebben onmiddellijk een verbinding met de wateraanvoerende elementen en de wortels, die met betrekking tot de groene deelen

[1]) Een in de hoofdzaken overeenstemmende beschouwing heeft BEYERINCK reeds in 1882 ontwikkeld in „Over het Ontstaan van knoppen en wortels uit bladen"; Nederl. Kruidk. Archief, IIde ser., 3de Dl.

tot op zekere hoogte als kleurlooze parasieten beschouwd kunnen worden, zijn zoo geplaatst, dat zij gemakkelijk uit den stroom der plastische voedingsstoffen kunnen putten.

De beschouwing van BEYERINCK is dus in hoofdzaak dezelfde, die wij bij verschillende oudere schrijvers (DUHAMEL, KNIGHT, MOHL) aantroffen. Zij is meer uitgewerkt, doch heeft m. i. dezelfde gebreken; zij is te schematisch en berust geheel op het aannemen der tegengesteld gerichte sapstroomen. Indien ook al voor de ontwikkeling der knoppen en voor hun verdere bestemming het verband met het xyleem noodzakelijk is, voor den aanleg is toch, evenzeer als voor den aanleg der wortels, toevoer van plastische stoffen noodig. Evenzeer kan men betoogen, dat voor de wortels, als organen, die het water opnemen en omhoog voeren, een innig verband met het xyleem noodzakelijk is.

Op de door BEYERINCK vermelde regelmatigheden in de plaatsing der bijwortels, het verband daartusschen met de bladeren en de knoppen, zullen wij in Hoofdstuk II terugkomen. Ik wil hier alleen nog vermelden, dat aan het eind van het werk (Kap. VIII, Par. 6) de theorie ontwikkeld is, dat de wortel phylogenetisch te beschouwen is als een gemetamorphoseerde loot en dat de bijwortels het primaire, de hoofdwortel het secundaire lid in de ontwikkelingsreeks zouden zijn. Hij komt dus, zij 't ook langs geheel anderen weg, tot een beschouwing, die veel verwantschap vertoont met de door MEYER ontwikkelde denkbeelden (zie pag. 15).

KNY (1889) heeft eenige proeven uitgevoerd, ten einde na te gaan of het mogelijk was bij hoogere planten de polariteit om te keeren. VOECHTING had hiermede over het geheel negatieve resultaten gekregen. KNY werkt met *Ampelopsis quinquefolia* en *Hedera Helix*, waarvan lange takken zoo werden gebogen, dat zoowel basis als top zich in den grond bevonden (in 1884). Het boogvormige verbindingsstuk werd na een jaar doorgesneden. Van de 14 omgekeerde planten bleven er 12 in leven. De meeste daarvan toonden een krachtige neiging tot ontwikkeling der (oorspronkelijk) apicale knoppen. Deze scheuten werden verwijderd. Bij sommige echter groeide de bovenste (dus oorspronkelijk meest basale) knop krachtig uit. Zorgvuldig voortgekweekt, maakten deze in 1888 den indruk van normale planten. Bij het onderzoek naar de regeneratieverschijnselen van de in stukken gesneden stengels, bleek echter: „Die Umkehrung war trotz mehrjäriger erfolgreicher Cultur, wohl äusserlich aber noch nicht innerlich volzogen". Dit geldt in 't bijzonder wat betreft de callusvorming; deze was steeds het krachtigst aan de oorspronkelijke basis. Bij vergelijking met de normale planten bleek er zelfs hoegenaamd

geen verzwakking van de bevoorrechting der basis te zijn ingetreden.

Bij WIESNER (1892) vinden we een en ander wat op ons onderwerp betrekking heeft, meerendeels van theoretischen aard en naar het schijnt zonder voldoende basis van waarnemingen. Het werk van STOLL schijnt de schrijver niet gekend te hebben. Hij kent een zeer groote beteekenis toe aan het callus voor de wortelvorming van stekken: „Die Frage ob alle Gewächse durch Zweigstecklinge vermehrt werden können, möchte ich nicht bejahen. Es ist nämlich, wie die später folgenden Auseinandersetzungen deutlich zeigen werden, zur Fortpflanzung durch Theile einer höheren Pflanze nicht nur erforderlich dass fortbildungsfähige Organe, beziehungsweise derlei Gewebe vorhanden sind, sondern dieselben müssen sich auch in Zuständen befinden, welche die Ausbildung eines bestimmten Gewebes, des Callus, ermöglichen, innerhalb welcher Gebilde die Anlage der neuen Organe, z. B. der Wurzeln eines Zweigstecklings erfolgt". De oorzaak, waardoor verschillende gewassen zich niet door stekken laten vermenigvuldigen zoekt hij dan ook in een „all zu starke Verholzung der Gewebe und ungenügende Menge von Reservestoffen", waardoor de callusvorming verhinderd zou worden. Hij ontwikkelt een theorie betreffende de vorming der adventieve organen; deze komt in 't kort hierop neer, dat die organen hun oorsprong nemen uit protoplasmarijke cellen, welke ten slotte, gewoonlijk onder bemiddeling van een callus, een deelingsweefsel vormen, „in welchen je eine Meristemzelle zum Ausgangspunkte des adventiven Sprosses oder des neu entstehenden Individuums wird". Een zoodanige meristeemcel acht hij „im Wesentlichen der befruchteten Eizelle äquivalent". Zulke „secundaire embryonaalcellen" kunnen gevormd worden door cambiumcellen, parenchymatische elementen van schors en merg, opperhuidcellen.... „Schon scheint die Behauptung, dass jede noch Protoplasma führende lebende Zelle fähig sei, die Mutterpflanze zu reproduciren keine all zu gewagte zu sein". Bij de Phanerogamen is echter in het algemeen „der Weg von der Vegetationszelle zur secundären Embryonalzelle ein lange. Ein abgeschnittener Weidenstamm muss einen mächtigen Callus hervorbringen, damit die Entstehung von secundären Embryonalzellen möglich wird". (Dit voorbeeld is, zooals wij later zullen zien, al zeer ongelukkig gekozen.) Evenals nu de eicel door endosperm en door andere weefsels van den zaadknop en de moederplant gevoed wordt, heeft de „secundaire embryonaalcel" dit noodig, „und es hat wohl in den Regel das Callus die Aufgabe als Nährgewebe der Keimanlage zu dienen". De

vraag, welke de omstandigheden zijn, die den overgang der vegetatiecellen in vermenigvuldigingscellen bewerken, is zeer moeilijk te beantwoorden. Deze laatste ontstaan niet onmiddellijk uit vegetatieve „Dauerzellen"; eerst moeten talrijke, vaak honderde deelingen plaats vinden; „bis innerhalb des neu entstandenen Gewebes (Callus) die secundäre Embryonalzelle zur Ausbildung gelangt". De verandering der „Dauerzellen" in embryonale cellen wordt wel verklaard, door een formatieven prikkel aan te nemen, die door continuïteitsverbreking wordt opgewekt. „Damit ist aber nichts erklärt". Men kan, weliswaar, volgens den schrijver, de callusvorming verklaren door een ophooping van plastische stoffen aan de snijwonden, doch niet het feit, dat „die Dauerzellen auf die embryonale Stufe zurückkehren". De oorzaak hiervan zoekt schrijver in de verwonding bij de continuïteitsverbreking. De verwonde cellen worden geresorbeerd en de afbraakproducten beinvloeden de stofwisseling der aangrenzende cellen. Zij dringen in de naburige weefsels en veroorzaken daar den overgang van „Dauerzellen in Folgemeristemzellen". Als steun voor deze opvatting voert schrijver aan, dat de adventieve vormingen in den regel na verwondingen optreden: „Alle niet al te diep in het organisme ingrijpende verwondingen, leiden tot het ontstaan òf van „adventieve weefsels" (wondkurk, wondhout, callus zonder meer) òf van „adventieve organen". De laatste ontstaan voorts ten gevolge van partieel afsterven van weefsels of organen. Men moet dus aannemen, dat niet alleen tusschen verwondingen „sondern, allgemein gesagt, zwischen dem Absterben bestimmter Theile und der Neubildung von Geweben, beziehungsweise Organen ein ursächlicher Zusammenhang bestehe". Ten slotte geeft de schrijver een beschouwing over den aard der stoffen, die, na in het afstervende weefsel gevormd te zijn, den formatieven prikkel veroorzaken. Wij kunnen deze, als zuiver theoretisch, echter laten rusten.

RECKINGER (1893) sluit zich in hoofdzaak aan bij de opvattingen van WIESNER, speciaal wat het callus betreft, „ein Schutz- oder Nährgewebe, in manchen Fällen auch die notwendige Stätte der Meristem- und der Organbildung". Hij vermeldt voorts eenige proeven met stekken van *Populus nigra* en *Salix purpurea*, ingesteld om het verband tusschen het reproductievermogen en de aanwezige hoeveelheid reservestoffen na te gaan. Hij vindt daarbij: „Zur Zeit der grössten Saftfülle (März, April) geht die Reproduktion am raschesten vor sich. Zur Zeit des Höhepunktes der Blattentwicklung (Etwa um Mitte Mai, nach Entfernung der schon entwickelten Laubsprosse) geht die Reproduction, da, wie die anatomische Untersuchung zeigt, noch genügend Reservestoffe

vorhanden sind, noch vor sich, aber langsamer als in den vorhergehenden Monaten". Verder vindt hij, dat nog jonge kruidachtige stengelstukken van *Salix purpurea* callus en adventiefwortels vormen. Hij beschrijft een aantal stekproeven met verschillende wortels; hierbij merkt hij herhaaldelijk op, dat „die Lenticellen in der Rinde der Nebenwurzeln zum Ausgangspunkt von Adventivwurzeln dienen", (zoo bij *Peucedanum Cervaria, Daucus Carota, Taraxacum officinale* en *Beta vulgaris).*

TITTMAN (1895), hoofdzakelijk over callus handelend, geeft slechts weinig over wortelvorming. Hij neemt waar, bij takstekken van *Populus pyramidalis* (wanneer beide polen zich in dezelfde omstandigheden bevinden), dat zoowel basis als top callus vormen. Hierin komt dus geen polariteit tot uiting. De callusvorming is „lediglich" een reactie op een wondprikkel, het jonge callus op zich zelf, wat betreft de polariteit een indifferent product. Maar door de moederplant worden hem bepaalde eigenschappen geïnduceerd. Dientengevolge vormt — bij normalen stand — het apicale callus spruiten, het basale eventueel wortels. Wat dit laatste betreft, merkt hij op, dat het basale callus òf steriel blijft òf wortels vormt. In vele gevallen was dit echter slechts schijnbaar zoo, doordat wortels onmiddellijk boven het wondvlak uit het cambium ontstaan en dan door het callus heengroeien. Maar in sommige gevallen schijnen ze toch uit het callus zelf te ontstaan. De inductie heeft niet aan beide polen met dezelfde intensiteit plaats; zij is aan de basis zwakker dan aan den top.

In een andere proefreeks, waarbij stekken in een vochtige ruimte werden opgehangen in normalen stand, met het ondereind 1 à 2 c.M. in water, vormden zich aan de basis kleine calli; hieruit kwamen na 7 weken wortels. Bij stekken, die rechtop of invers, met de ondereinden 3 à 4 c.M. in water geplaatst werden en met de boveneinden in de droge lucht van een vertrek, waardoor de callusvorming aan dit eind belemmerd wordt, was onder water een krachtige callusvorming waar te nemen. Uit het basale callus ontwikkelden zich somtijds wortels, n.l. bij die stekken, welke okselknoppen bezaten, die intusschen uitgeloopen waren. De knoplooze stekken, met uitsluitend basaal callus, vormden spruiten uit dit callus. Zorgt men er voor, dat nergens anders knoppen gevormd worden, dan komen deze stekken blijkbaar in een „Zwangslage", ten gevolge waarvan de spruiten aan de basale pool optreden.

Ik heb bij mijn onderzoek veel aandacht geschonken aan de correlatie tusschen de ontwikkeling der knoppen en den groei der wortels en wil daarom de hierop betrekking hebbende litera-

tuur thans behandelen. Dat er een nauw verband en een wederzijdsche invloed bestaat tusschen de ontwikkeling van het wortelstelsel en het bovenaardsche deel der boomen is een feit, wat den practici reeds lang bekend is. Men vindt hieromtrent reeds gegevens bij DUHAMEL DU MONCEAU (1768). Deze zegt b.v. (Traité des arbres fruitiers, T. I, p. 68), „Les branches et les racines d'un arbre sont réciproquement en proportion. Elles contribuent mutuellement à la force et à l'accroissement les unes des autres; et par conséquent elles souffrent mutuellement du retranchement les unes des autres". Dikwijls heeft men dit verband niet alleen quantitatief, doch ook in zekeren zin morphologisch opgevat, zooals blijkt uit eenige passage's bij VOECHTING (Organbildung II), welke betrekking hebben op door SCHULTZ en vooral door VAN MONS verspreide denkbeelden. Volgens den laatsten b.v. zouden de wortels ook in hun groeirichting, ja in hun geheele gedrag afhankelijk zijn van de takken; omgekeerd de takken van de wortels. Het komt mij voor, dat er in deze denkbeelden veel onwaarschijnlijks is. Niettemin houd ik het er voor, dat er een kern van waarheid in is; dat stengel- en wortelstelsel elkaar in hun ontwikkeling althans quantitatief sterk beinvloeden is m. i. een van zelf sprekend feit. Ik wil hier verder niet bij stilstaan om me te bepalen, tot datgene wat op de stekken betrekking heeft. Zooals we zagen heeft BOEHM reeds in 1867 gewezen op een correlatie tusschen loot- en wortelvorming bij stekken. (Men zie ook de „Cinquième observation" van A. P. DE CANDOLLE, p. 14). VOECHTING heeft (in Organbildung I) dit onderwerp ook, hoewel zeer oppervlakkig aangeroerd (p. 51, Verhältniss zwischen Wurzeln und Knospen). In de eerste plaats weerspreekt hij hier, op grond van verschillende waarnemingen, de soms geuite bewering, dat de wortels eerst dan kunnen ontstaan, wanneer de voorhanden knoppen uitgroeien tot bebladerde loten en dank zij dan optredende assimilatie; zoo is onder meer de wortelvorming aan knoplooze internodiën hiermede direct in strijd. Hij werpt nu de vraag op „ob nicht zwischen Wurzeln und Knospen ein bestimmtes Symmetrie-Verhältniss bestände, und zwar derart, dass wenn die Bildung der einen unterdrückt würde, auch die der andern unterbliebe?" Ook deze vraag wordt ontkennend beantwoord, op grond van proeven met eenjarige stekken van *Salix viminalis*. Bij verwijdering van alle knoppen bleek sterke wortelvorming in korten tijd mogelijk te zijn. Er is dus, wat de uitwendig zichtbare resultaten betreft, een groote onafhankelijkheid tusschen de ontwikkeling van wortels en knoppen. „Die im Inneren vorgehenden Processe entziehen sich der Beobachtung". Het is waarschijnlijk, dat de impuls tot regeneratie

van beide deelen gelijktijdig naar beide zijden werkt. VOECHTING vermeldt vervolgens nog een proef, in Mei genomen met takken (van *Salix* spec?), die reeds groene loten droegen. Deze laatste werden bij een deel der takken verwijderd en alle takken met het ondereind in water geplaatst. De takken, welke van hun loten beroofd waren (en eerst langzamerhand hun „Secundär-Sprosse" tot ontwikkeling brachten) bleven over 't geheel wat de wortelvorming betreft, achter bij de lootdragende; bij sommige van deze laatste stierven echter de jonge scheuten af en deze hadden weder een zwakkeren wortelgroei, dan die, welke onmiddellijk van hun groene loten ontdaan waren. „Offenbar hatte das Zugrundegehen der jungen Triebe auf deren Mutterzweige einen störenden Einfluss ausgeübt, von dem sie sich erst allmälig erholten".

Of we nu in het eerst genoemde feit (de sterkere wortelontwikkeling bij de lootdragende takken) alleen te doen hebben met een voedingskwestie, of dat daarbij „noch ein morphologisches Moment, ein Symmetrie-Verhälltniss zwischen Wurzeln und Sprossen in Frage kommt, konnte nicht definitiv entschieden werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen beide Umständen in Betracht". Resumeerend kan men dus zeggen, dat volgens VOECHTING de resultaten van de proeven in strijd zijn met de opvatting, als zou er een symmetrieverhouding bestaan tusschen knoppen en wortels, althans voor zoover de uitwendig zichtbare verschijnselen betreft. In de beoordeeling van de laatstgenoemde proef trekt het onze aandacht, dat VOECHTING deze symmetrieverhouding, als „ein morphologisches Moment", afgescheiden ziet van de zuiver physiologische correlaties.

KNY heeft in twee publicaties het vraagstuk van de hier bedoelde correlatie behandeld. In de eerste (1894) heeft hij zich de volgende vragen gesteld:

1. Bestaat er tusschen de wortels en de stengels van een zaailing een zoodanige correlatie, dat de verwijdering van de wortels de ontwikkeling van de stengels belemmert en vice versa? Of veroorzaakt integendeel de verwijdering van het eene deel een krachtigere ontwikkeling van het andere, doordat er nu een grootere hoeveelheid plastisch materiaal voor beschikbaar is?
2. Welke is de grens, tot welke de ontwikkeling der stengels van den zaailing zal gaan, na herhaalde verwijdering der wortels en de ontwikkeling der wortels na herhaalde verwijdering der stengels?
3. Zijn de hier bedoelde verschijnselen, die aan geïsoleerde plantendeelen (stekken, knollen) kunnen worden waargenomen, verschillend van die, welke de zaailingen vertoonen?

Wat de proeven met zaailingen (van *Zea Mays* en *Vicia Faba)* betreft slechts dit: De algemeene conclusie hieruit is, dat (bij beide soorten) de groei der wortels en stengels in hooge mate van elkaar onafhankelijk is.

De proeven met stekken (van *Salix acuminata* en *Salix purpurea)* gaven een ander resultaat. Deze stekken werden in glazen cylinders geplaatst, zóó dat de onderhelften zich in het water bevonden en de bovenhelften in de lucht. Hij had drie series:

in serie 1 bleven de stekken intact;

„ „ 2 werden de knoppen (the developing buds),

„ „ 3 werden de wortels (the developing roots), verwijderd.

De proef werd 7 Februari ingezet en 11 April afgesloten.

Het verschil in wortelvorming tusschen serie 1 en serie 2 was toen volkomen duidelijk. Voor het overige blijken de resultaten uit de volgende cijfers:

Serie 1.

Lengte van den langsten wortel	279	m.M.
Totaal gewicht der wortels	23.95	gr.
Droog gewicht der wortels	2.197	gr.
Lengte van de langste loot	376	m.M.
Totaal gewicht der loten	121.1	gr.
Totaal droog gewicht der loten	21.5	gr.

Serie 2.

Lengte van den langsten wortel	220.5	m.M.
Totaal gewicht der wortels	4.55	gr.
Totaal droog gewicht der wortels	0.337	gr.

Serie 3.

Lengte van den langsten loot	216	m.M.
Totaal gewicht der loten	65.35	gr.
Totaal droog gewicht der loten	14.7	gr.

HERING (1896) heeft critiek geoefend op het werk van KNY. Hij is van oordeel, dat de wederzijdsche onafhankelijkheid in den groei van het stengel- en wortelstelsel bij kiemplanten niet zoo groot is als KNY wel meent. Wij leeren bij de proeven van KNY alleen het groeieffect aan het eind kennen, echter niet het verloop in bijzonderheden. Nu wijkt dit totale effect in vele gevallen van dat der intacte vergelijkingsobjecten weinig af, zoodat men den indruk kan krijgen, dat de stengel en de wortel niet, of slechts in geringe mate elkaar in hun groei beïnvloeden. Uit ongepubli-

ceerde proeven van STONE met kiemplanten van *Vicia Faba* (in het laboratorium van PFEFFER genomen), bleek echter, dat, bij afsnijden van het stengeltje wel degelijk een vertraging in den wortelgroei was waar te nemen. Na eenigen tijd trad er echter een tegenreactie op: een levendige wortelgroei, blijkbaar afhankelijk van de werkzaamheid, die het gevolg is van de genezing der wond. Ten slotte trad dan vaak zelfs een sterkere groei op dan aan onbeschadigde vergelijkingsobjecten. Een zoo groote onafhankelijkheid tusschen wortel- en stengelgroei als KNY aannam is dus niet vol te houden. HERING deed nu proeven, waarbij niet deelen werden weggesneden, maar daaraan door mechanische belemmering (ingipsen) de groei onmogelijk werd gemaakt. Deze proeven werden uitsluitend met kiemplanten genomen. Daar ik echter bij mijn onderzoek bij de stekken vaak dezelfde methode van belemmering heb toegepast, kan het zijn nut hebben niettemin van HERING's resultaten hier iets mede te deelen. HERING nam steeds een duidelijke groeivertraging waar van het vrijblijvende systeem. Was de stengel ingegipst, dan groeide de wortel langzamer dan die van een vrij vergelijkingsobject en omgekeerd. Hij heeft eenige proeven gedaan, waaruit blijkt, dat dit niet is ten gevolge van geringeren zuurstoftoevoer. Ook het feit, dat dezelfde correlatie zich voordoet bij het ingipsen van den wortel toont dit reeds, immers deze krijgt met het water (dat het gips doordringt) rijkelijk zuurstof. Het eigenaardige feit, dat het ingipsen van den stengel klaarblijkelijk den wortelgroei meer belemmert dan het wegsnijden, meent HERING aldus te moeten verklaren: Snijdt men den stengel af, dan oefent men plotseling een prikkel uit, waardoor een voorbijgaande vertraging in den wortelgroei optreedt. De oorzaak hiervan is dus „der unvermittelte Verlust des wachsenden Sprosses". Spoedig echter begint aan het snijvlak een groeiproces en als gevolg daarvan, blijkbaar „in Folge correlativen Zusammenhanges", versnelt de wortelgroei weder. Wanneer nu de snijwond genezen (vernarbt) is, dan „sind für den Keimling gewissermassen wieder normale Verhältnisse hergestellt". Deze laatste bewering, is m. i. al zeer zwak. De schrijver licht haar toe door er op te wijzen, dat de cotyledonen alles leveren wat de kiemplant noodig heeft: „Das Wachsthum wird unter Berücksichtigung der gegebenen Bedingungen neu regulirt und kann sich deshalb mit der üblichen Geschwindigkeit weiter vollziehen". Bevindt zich daarentegen de stengel in een gipsverband, dan werkt de belemmering van den groei als een voortdurende prikkel op het organisme in: „Die Pflanze ist in diesem Falle immer bestrebt, in sich thunlichst eine genügende Energiesumme zu entwickeln, die eventuell die Beseitigung des hindernden Verbandes

ermöglichen soll". Dit blijkt uit het feit, dat in sommige gevallen het gipsverband, blijkbaar te zwak aangelegd, „durch die Wachsthumsbestrebungen des Sprosses schliesslich gesprengt wird". Gelukt dit niet, dan wordt het plantje gedwongen onder den voortdurenden invloed van de belemmering voort te vegeteeren en dit uit zicht in een vertraging van den wortelgroei. In de tweede publicatie (1901) wijst KNY er op, dat de critiek van HERING niet juist is, omdat hij geen rekening houdt met het feit, dat de aanvankelijke groeivertraging, welke optreedt bij verwijdering van het stengeltje, zeer goed een gevolg kan zijn van de beleediging, die tijdelijk de ontwikkeling van het organisme verstoort, geheel onafhankelijk van correlaties. Hij vermeldt voorts weder een serie proeven, thans met *Ampelopsis quinquefolia*, vrijwel conform aan die met de *Salix*-stekken. Het resultaat is, dat ook hier de verwijdering der zich ontwikkelende loten een geringere wortelproductie ten gevolge heeft en omgekeerd de verwijdering der zich ontwikkelende wortels den groei der loten belemmert.

Wij willen thans de ontwikkeling van VOECHTING's denkbeelden voor zoover zij op ons onderwerp betrekking hebben, verder vervolgen. In zijn verhandeling „Ueber die Regeneration der Marchantieen" (1885) heeft VOECHTING getracht in het wezen der polariteit verder door te dringen. Hij bepaalt zich hier echter tot een theoretische beschouwing, welke in hoofdzaak neerkomt op het volgende:

Wanneer men bij geïsoleerde plantendeelen (bladeren, stekken) de wondvlakten alleen beschouwt als een „Stromhemmung", komt men niet verder, ook niet al zou men daarbij de hypothese van SACHS (betreffende de specifieke vormingstoffen) te hulp nemen. Men moet aannemen, dat het snijvlak zelf, zijn specifieke geaardheid, de natuur der regeneraten bepaalt. Hij baseert zich hierbij op PFLUEGER, wiens opvatting van het wezen der regeneratie hij overneemt en op de planten tracht toe te passen. PFLUEGER veronderstelt, dat aan ieder wondvlak een organiseerende „Molekularkraft" werkzaam is. Wat er ontstaat, wordt bepaald door de moleculaire rangschikking en de heerschende chemische toestanden. Er zet zich een laag af, die te beschouwen is als het mathematisch noodzakelijke gevolg van den toestand van de oudere regeneerende laag. De oorzaak der regeneratie is dus, dat de wondvlakte ordenend, organisatorisch, werkt, zoodat ieder, „Nährstofftheilchen", dat binnen haar bereik komt, zich voegt naar de door haar voorgeschreven wet.

Op grond van deze beschouwing ontwerpt VOECHTING nu een beeld van de regeneratieverschijnselen bij planten. Hierbij gaat hij uit van een op zich zelf reeds zeer onwaarschijnlijke praemisse,

n.l. dat het protoplasma, behalve uit een bewegelijk deel, bestaat uit „einen relativ festen als eigentlich gestaltbedingenden Theil, ein Plasmagerüst, das sich von Zelle zu Zelle durch die Tüpfelkanäle hin fortsetzt und somit einen einheitlichen Körper in der ganzen Pflanze darstellt". Hij stelt zich voor, dat dit opgebouwd is uit moleculen, die in denzelfden zin gepolariseerd zijn. Al naar den bouw van dit orgaan vormen deze moleculen één of tweezijdige open ketens. Een orgaan, dat aan twee einden, top en basis, onbegrensd verder groeit, bestaat uit ketens, die aan beide einden open zijn, aan beide einden vrije affiniteiten hebben. Snijdt men uit een dergelijk orgaan, b.v. een stengel een stuk uit, dan worden aan beide einden polen met onverzadigde affiniteiten bloot gelegd, aan beide einden vindt regeneratie plaats. „Hiernach begreift man, warum auch das kleinste Stück eines Zweiges oder einer Wurzel, einem Magneten vergleichbar, zwei Pole besitzt. Wie wir uns den Magneten vorstellen, so kann man sich auch den Pflanzenspross aus Plasma-Moleküle aufgebaut denken, deren jedes gewissermassen ein Spross- und Wurzelende besitzt". Een orgaan met begrensden groei echter, zooals een blad, stelt hij zich voor als te bestaan uit molecuulreeksen, die aan de naar de peripherie gerichte einden alle gesloten zijn. Alleen aan de basis zijn hier vrije affiniteiten aanwezig, en alleen hier vindt dan ook regeneratie plaats.

Zeer geslaagd is m. i. deze beschouwing over het wezen der polariteit niet. Het is feitelijk niet anders dan een beeld, waarbij de eigenschappen van het geheel verklaard worden door overeenkomstige eigenschappen der samenstellende deelen (moleculen), waarvan — en dit is wel het zwakste punt — men moet aannemen, dat zij in een vast verband zijn samengevoegd.

Een belangrijker bijdrage tot de kennis der polariteit heeft VOECHTING geleverd in zijn werk „Ueber Transplantation am Pflanzenkörper", dat in 1892 verscheen.

Zooals vermeld werd (pag. 29) had VOECHTING reeds in Organbildung I de vraag opgeworpen of de polaire tegenstelling ook aan 't licht zou komen bij een doorsnede, die slechts de hoogte van een intacte cambiumcel had; hij meent, dat daar niet aan te twijfelen valt, doch acht de vraag niet vatbaar voor experimenteele behandeling. In het genoemde werk toont hij nu aan, op grond van een uitgebreid onderzoek (in hoofdzaak een groot aantal transplantaties van weefselstukken, in normalen en omgekeerden stand), dat de cellen, waaruit de hoogere planten zijn opgebouwd, in longitudinale, (doch ook in radiale richting) gepolariseerd zijn. Het zijn vooral gezwellen (weefselknobbels), die ontstaan bij omgekeerd getransplanteerde weefsels en het eigen-

aardige verloop der vaatbundels, die hem leiden tot de gevolgtrekking „dass in der That die einzelnen Zellen der Längsaxe nach polar gebaut sind und dass ihre Pole sich anziehen oder abstossen, je nachdem wir die ungleichartigen oder gleichartigen in Berührung bringen" (pag. 151). Alle cellen zijn dus polair gebouwd en de polariteit der plantendeelen, zooals die zich uit in de regeneratieverschijnselen, is te beschouwen als de resultante daarvan (....„da die Eigenschaften des Ganzen nur die Summe der Eigenschaften seiner Elemente darstellen". [1])

De laatste publicatie, waarin VOECHTING de regeneratie en polariteit der hoogere planten behandelt en die in nauwer verband staat met ons onderwerp, richt zich hoofdzakelijk tegen KLEBS.

KLEBS (1903) heeft de wortelvorming bij eenige *Salix*-soorten nagegaan en de daarmede verkregen resultaten tot steun van zijn theoretische beschouwingen benut. Zooals bekend mag verondersteld worden, meent KLEBS de verschillende factoren, die de ontwikkeling („Gestaltung") van een plant bepalen, in drie categorieën te kunnen verdeelen: *a.* de specifieke structuur, *b.* de inwendige voorwaarden („innere Bedingungen"), *c.* de uitwendige factoren. Zijn gedachtengang is nu deze: De ontplooiing van reeds aangelegde knoppen en wortels, zoowel als hun nieuwvorming, hangt van een complex van bepaalde inwendige voorwaarden af, die, als alle aanwezig zijn, de vormingsprocessen in gang zetten („auslösen") moeten, vooropgesteld, dat de specifieke structuur der cellen de noodige potenties heeft. Deze inwendige voorwaarden hangen, zooals steeds, van uitwendige af; wij moeten deze laatste dus trachten uit te vinden. Kennen wij deze, dan moet het ten alle tijde mogelijk zijn, de vormingsprocessen in gang te zetten, „ganz unabhänging davon, dasz man Verletzungen und dergl. macht". Uitgaande van de overweging, dat voor de wortelvorming in vele gevallen watertoevoer noodig is, stelt hij zich nu de vraag „ob nicht bei manchen Pflanzen diese Wasserzufuhr genügt, um als auslösender Reiz zu wirken". Zooals reeds vermeld werd (zie p. 30) had ook VOECHTING reeds beproefd door locale inwerking van water invloed uit te oefenen op de wortelvorming van wilgestekken, doch was hij tot de conclusie gekomen, dat dit van geringe beteekenis is tegenover de inwendige factoren.

KLEBS doet eenige proeven met *Salix alba vitellina pendula*. Hij gebruikt hiertoe planten in potten en brengt aan oudere en jongere takken, zonder ze te verwonden, op verschillende plaatsen

[1]) Men zie ook de critiek hierop bij KUESTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 2de Auflage, 1916, p. 363 e. v. en de daar genoemde literatuur.

met water gevulde glaasjes aan. In 8 à 14 dagen kwamen overal wortels voor den dag „die bereits angelegt waren". Doch ook ontwikkelden zich, evenals bij de stekproeven „neue Wurzeln". (Op welke wijze KLEBS de reeds van te voren aangelegde en de nieuwe wortels van elkaar onderscheidde is niet duidelijk.) Met eenjarige stekken „gelukte de proef niet zoo goed". Hier krijgt men veel gemakkelijker wortelvorming, als men de jonge uiteinden direct in water dompelt. KLEBS leidt nu hieruit af, „dasz eine genügende Durchtränkung der Rinde mit Wasser bis zum Cambium an jedem beliebigen Ort des Weidenstengels Wurzelbildung veranlaszt". Bij andere soorten gelukt dit echter niet en KLEBS schrijft dit daaraan toe, dat hier de kurklaag te dik en te weinig permeabel voor water is. Hij schaaft nu bij *Salix pentandra* de kurklaag af, zoodat de groene schors blootgelegd wordt. Door watercontact treden op deze plaatsen en in hun nabijheid wortels op. Zoo komt KLEBS er toe „dasz eine reichliche Wasserzufuhr als auslösender Reiz der Wurzelentfaltung und -Bildung bei den Weiden wirkt" ..... „Damit kann man eine ganze Reihe von Anschauungen für diese Fälle beiseite schieben". De oorzaak van de wortelvorming is hierin gelegen, dat er in de proeven iets bijkomt, wat van te voren niet voldoende voorhanden was, en dat daarmede alle voorwaarden van het proces vervuld zijn. KLEBS voert verder nog eenige voorbeelden aan, waaruit de beteekenis van het water voor de wortelvorming kan blijken: langdurige cultuur in zeer vochtige lucht kan ook in de orthotrope bloeiende stengels van *Glechoma* en *Ajuga* wortels doen ontstaan, welke anders alleen in de kruipende stengels optreden.

Zijn conclusie is derhalve: Wanneer door een verwonding of afscheiding (Abtrennung) wortels of knoppen zich ontplooien of nieuw gevormd worden, geschiedt dit, omdat door de afscheiding die voorwaarden geschapen worden, die „an und für sich" onder alle omstandigheden de betreffende vormingsprocessen moeten doen optreden. Aan de polariteit kent KLEBS slechts geringe beteekenis toe (althans in de hier bedoelde gevallen): „Die Polarität tritt erst zutage wenn man Stecklinge macht. Aber man kann auch an diesen die Polarität verändern oder völlig umkehren". Hij plaatst daartoe stekken van *Salix pentandra* met het apicale eind in het water, nadat het over een paar c.M. van de kurkhuid ontdaan is en neemt nu waar, dat hier het eerst de wortels optreden. Ook wanneer bij stekken in normalen stand de basis zich in koud water (8—10°) bevond en de top in vochtige atmosfeer van ± 20°, traden de wortels het eerst op aan den top. KLEBS schijnt van meening te zijn, hiermede de polariteit te

hebben omgekeerd. Dit neemt niet weg, dat hij het er voor houdt, dat de polariteit bij de orgaanvorming der stekken een zekere rol speelt. Een verklaring te geven van de polariteit is vooralsnog niet mogelijk. „Es liegt keine Veranlassung dazu vor, diese Eigenschaft in die spezifische Struktur zu verlegen." We hebben te doen met physiologische processen, die tengevolge van den anatomischen bouw aan het basale eind anders verloopen, dan aan het apicale. Zulke processen zijn door hun samenhang met de buitenwereld veranderlijk en daardoor is het zeer waarschijnlijk, dat iedere polariteit omkeerbaar is, „ebenso wie die damit zusammenfallende Vertici-basalität".

Het vraagstuk van de correlatie tusschen wortel en stengel wordt door KLEBS in ditzelfde hoofdstuk besproken; hij stelt de vraag of de wortels behalve de bekende functies „noch andere geheimnisvolle Wirkungen" uitoefenen. De hierop betrekking hebbende waarnemingen en beschouwingen moeten wij hier laten rusten. Het schijnt de opvatting van KLEBS te zijn „dasz die Korrelationen zwischen den Organen hauptsächlich die Verhältnisse der Ernährung betreffen".

De proeven van KLEBS betreffende de wortelvorming van *Salix* maken een oppervlakkigen indruk en de verstrekkende conclusies zijn ongetwijfeld zeer overijld. VOECHTING heeft er een scherpe critiek op geleverd (zie p. 56).

Ook KUESTER (1904) heeft zich bezig gehouden met de wortelvorming der stekken. Zijn onderzoek (1904) bestaat uit twee deelen; het eerste heeft betrekking op den invloed van de zuurstof. De schrijver wijst op de groote beteekenis die de zuurstof blijkbaar heeft voor verschillende pathologische weefselvormingen (lenticellen en schorswoekeringen) van vele planten en voor de callusvorming en stelt nu de vraag „ob auch auf die Organbildung der Stecklinge der Einflusz des Sauerstoffs unter Umständen so grosz zu werden vermag, dasz deren Polarität nicht mehr in der typischen Weise zum Ausdruck kommen kann". Schrijver begon zijn onderzoek met *Ribes aureum;* deze is, wat haar weefselvorming betreft, hoogst gevoelig voor zuurstofgebrek en zuurstoftoevoer, zooals schrijver afleidt uit de gemakkelijkheid, waarmede ze omvangrijke hyperhydrische weefselwoekeringen vormt in vochtige lucht en niet onder water.

Hiervan werden eenige stekken in water geplaatst in een verwarmd vertrek. De knoppen, vooral de eindknoppen, liepen snel uit. Eerst veel later, 4 à 6 weken na het begin van de proef, traden aan de basale pool de eerste wortels op. Bij de stekken daarentegen, die — eveneens met de basis in water — met hun emerse deelen in zeer vochtige lucht geplaatst werden, ont-

wikkelden zich de wortels snel aan dit emerse deel. Hierbij viel het op, dat vaak eenige wortels dicht nabij het apicale snijvak ontstonden, „doch war der emerse Teil der Sproszstücke von oben bis unten überall in gleicher Weise zur Wurzelbildung befähigt". Bij andere ontstonden alle wortels, dicht nabij den top, zoodat zij op een klein stuk (1 à 2 c.M.) nabij de apicale pool samengedrongen waren. In al deze gevallen traden aan de submerse deelen nog geen wortels op. De knoppen liepen normaal uit, de bovenste het eerst, „so dasz an dem nämlichen Ende des Stecklings Wurzeln und neue Triebe sich vereinigt fanden". Schrijver verklaart nu deze verschijnselen, die met de typische uitingen der polariteit in strijd zijn, door zuurstofgebrek en zuurstoftoevoer. Hiervoor pleit in de eerste plaats de vaak waargenomen lokalisatie van de wortelvorming aan den top der stekken, waar de zuurstof door het snijvak heendringt, terwijl bij die stekken, die sterke schorswoekeringen vertoonden, de wortelvorming over het geheele emerse deel optrad. Vervolgens doet hij eenige proeven met stekken van *Salix pentandra* en *Salix vitellina*, van verschillenden leeftijd en verschillende dikte, rechtop tot ongeveer het midden in water geplaatst en met het boveneinde in zeer vochtige lucht. Hierbij ontwikkelden zich de wortels onder water en wel in den regel 't eerst nabij den waterspiegel; in basipetale richting volgen dan andere. (Bij oudere takken van *Salix vitellina*, volgt de wortelvorming meer de regels der polariteit.) Ook dit is volgens KUESTER toe te schrijven aan den invloed van de zuurstof, waarbij hij het in 't midden laat of het in hoofdzaak is toe te schrijven aan het grootere zuurstofgehalte van de bovenste waterlagen of aan de ventilatie van boven af (door snijvak en lenticellenwoekeringen).

Het tweede deel heeft betrekking op den invloed van centrifugeeren. Hierover kan ik kort zijn, vooral waar de schrijver zelf erkent, dat aan de gebezigde proefinrichting groote bezwaren verbonden zijn; in de eerste plaats wel dit: dat de centrifugaalkrachten, waaraan de verschillende deelen onderworpen waren, zeer verschillend waren, al naar hun grooteren of kleineren afstand tot het middelpunt. De verschijnselen, die zich voordoen verklaart KUESTER dan ook niet zoo zeer door den invloed van het centrifugeeren zelf, als wel door het verschil in schadelijkheid van het centrifugeeren, al naar deze invloed zwak of krachtig werkt. De proeven werden genomen met *Coleus*-stekken, wortelstekken van *Scorzonera hispanica* en *Taraxacum officinale*, stengelstekken van *Salix vitellina* en *Salix viminalis* en bladeren van *Cardamine pratensis*.

De schrijver vat zijn resultaten der centrifugeerproeven aldus samen: De orgaanvorming der planten wordt door het centrifugeeren merkbaar beïnvloed. Alle verschijnselen, die men aan gecentrifugeerde objecten waarneemt, zijn te verklaren door belemmering en localisatie van de vormingsprocessen. Reeds door zeer kortstondig centrifugeeren (2 minuten per dag), worden bij vele objecten de belemmeringen merkbaar. Deze belemmering blijft ook na het centrifugeeren nog dagen, soms weken lang bestaan. Zij is aan de verschillende deelen van hetzelfde object vaak verschillend en wel des te grooter naarmate de straal van den cirkel, die beschreven wordt, grooter is. Door locale belemmeringen van de spruitvorming kan men bij stekken van *Salix vitellina* verschijnselen doen optreden, die met de regels der polariteit in strijd zijn.

VOECHTING heeft in 1906 nogmaals in een uitvoerige publicatie zijn denkbeelden over de polariteit uiteengezet.

Hij richt zich in hoofdzaak tegen KLEBS. Op grond van verscheidene proefreeksen, deels met *Salix alba vitellina pendula*, deels met *Salix elegantissima* verdedigt hij nogmaals zijn reeds vroeger geuite denkbeelden. Plaatselijke watertoevoer werkt weliswaar bevorderend op de wortelvorming, doch de polariteit van den stengel blijft onaangetast. Dit blijkt uit de aantallen van wortels, die aan de verschillende „Regionen" van den stengel gevormd worden, uit de lengte der gevormde wortels en ten slotte uit het feit, dat — bij langeren duur der proeven — aan het basale snijvak een calluswal ontstaat en daaruit adventiefwortels; dit laatste echter uitsluitend aan het basale snijvak. De werking van het water komt dus tot op zekere hoogte overeen met die van het licht en van de zwaartekracht; zij kan de uiting der polariteit eenigszins wijzigen, doch van opheffing of omkeering is geen sprake.

Bij de proeven met *Salix elegantissima* bleek, dat de wortels zich boven water sneller ontwikkelden dan onder; daarna echter halen de laatste in en blijven over, terwijl de eerste afsterven. Dit toont „dasz die feuchte Luft fördernd, das Wasser dagegen anfänglich gerade zu hemmend auf die Ausbildung der Wurzeln wirkt". Van deze soort werden acht takken rechtop, en acht omgekeerd, met het onderste derde deel in water en voor de rest in lucht, verzadigd met waterdamp, geplaatst. De polariteit komt hier slechts zwak tot uiting en de invloed van het milieu is duidelijk bemerkbaar. Voorts bleek vochtig zand een aanmerkelijk gunstiger milieu voor de wortelvorming te zijn dan water, vooral daar waar de bevorderende invloed van de duisternis (dus bij de in het licht geplaatste stekken) daar nog bij komt. Ver-

moedelijk biedt dit milieu zoowel water als zuurstof in de gunstigste verhouding.

Waarin bestaat nu de bevorderende werking van het water op de wortelvorming van sommige *Salix*-soorten? KLEBS neemt aan, dat we te doen hebben met een doordrenking van de schors en een door het water direct op de wortelbeginsels uitgeoefenenden prikkel. VOECHTING betoogt, dat deze veronderstelling vrij onwaarschijnlijk is. De intercellulairen der schors van het ondergedompelde deel bevatten even goed lucht. Bovendien liggen de wortelbeginsels direct tegen het hout en daaruit kunnen zij overvloedig water onttrekken.

Ook de proeven van KLEBS, waarbij deze de kurkheid verwijderd had, worden aan critiek onderworpen. VOECHTING schaaft voorzichtig bij stekken van *Salix pentandra* plaatselijk de huid af, en brengt daar een buisje met water omheen. Inderdaad treden nu dáár wortels op; maar bij een andere niet afgeschaafde stek, eveneens, alleen wat langzamer en minder talrijk. VOECHTING is nu van oordeel, dat men de resultaten van KLEBS ook anders kan interpreteeren: De tak wordt gewond en er begint zich een nieuwe kurklaag te vormen, waardoor bouwstoffen toestroomen. Wellicht komen deze ook den in de nabijheid liggenden wortelbeginsels ten goede en brengen hen tot ontwikkeling. De proef van KLEBS wordt door VOECHTING herhaald, in den door hem aangegeven vorm en met eenige variaties, aan een groot aantal takken van verschillende soorten. De kurk wordt nu eens aan de basis, dan weer aan den top, soms aan beide einden verwijderd. Als contrôle-objecten dienen stukken, van dezelfde takken genomen. Het blijkt nu, dat de topeinden, welke van hun kurkheid ontdaan zijn, steeds aanmerkelijk achter blijven, wat de wortelvorming betreft bij de met kurk voorziene basale einden. Wordt de kurk aan beide einden geschaafd, dan uit de polaire tegenstelling zich steeds duidelijk. Verwijdert men de kurk alleen aan het basale eind, dan treden er minder en zwakkere wortels op, dan wanneer men de kurk laat zitten. De verwijdering van de kurk werkt dus in 't algemeen niet bevorderend, doch veeleer remmend op de wortelvorming. De polariteit kan men er niet door omkeeren.

Voorts vermeldt VOECHTING een aantal omkeeringsproeven met stekken van *Salix*-soorten en eenige andere planten. Hierbij ziet men in vele gevallen, dat de planten aanvankelijk weliswaar de door de omkeering teweeggebrachte storingen vrij goed kunnen verdragen, doch na korten of langen tijd toch ten gronde gaan. Zijn conclusie luidt, dat het uiterst moeilijk moet zijn de polariteit in een orgaan om te keeren. Immers, zij is een algemeene struktuureigenaardigheid der levende weefsels, der cellen, en

men zou dus deze polaire struktuur der elementaire bestanddeelen moeten omkeeren. Dit echter schijnt onmogelijk te zijn. De opvatting van KLEBS betreffende de regeneratie van „Ersatzbildungen", als zou de verwonding of afscheiding alleen de beteekenis hebben, dat hierdoor de voorwaarden geschapen worden, welke op zich zelf, onder alle omstandigheden tot de bedoelde vormingsprocessen aanleiding zouden geven, verwerpt hij. Juist uit de wortelvorming der stekken blijkt, dat deze opvatting onhoudbaar is; het gaat hier niet alleen om een ophooping van water en de inwendige voorwaarden, die ontstaan tengevolge van de afscheiding van de moederplant, kunnen op geen andere wijze, door wijziging der uitwendige factoren worden te voorschijn geroepen. VOECHTING handhaaft derhalve onveranderd zijn hoofdconclusie: „Für die Entwicklungsform einer indifferenten Sprosz- oder Wurzelanlage sowie der Zelle im allgemeinen ist in erster Linie der Ort entscheidend, den sie an der Lebenseinheit einnehmen".

Ten slotte verdedigt VOECHTING, zoowel tegen KLEBS als tegen PFEFFER, zijn opvatting, betreffende de polariteit der meristeemcellen. Volgens PFEFFER zijn deze laatste niet (of labiel) polair, maar door de er mee in verbinding staande, stabiel polaire, volwassen weefsels, wordt voortdurend de polaire bouw op de jongere geïnduceerd. Ook KLEBS beschouwt de meristeemcellen als polair. In de specifieke structuur is de polariteit volstrekt niet gelegen. Zij ontstaat eerst tijdens en als gevolg van de ontwikkeling der planten, die van het eerste oogenblik af aan, onder den invloed van eenzijdig werkende krachten plaats grijpt. (KLEBS, Biol. Zentralblatt, 1904, p. 609). Hiertegen betoogt VOECHTING, dat de polariteit erfelijk is, „dasz die Polarität schon im Idioplasma der Eizelle vorhanden ist" en dat dientengevolge ook reeds de meristeemcellen een polairen bouw hebben.

Onder de talrijke experimenten van KUPFER (1907) is er slechts een enkele, die met ons onderwerp in nauw verband staat. Als experiment 31 en 32 worden een paar proeven beschreven met *Pinus Laricio*. Bij zaailingen werd de geheele wortel verwijderd; er ontstond in den loop van eenige weken een callus aan het eind van het hypocotyl. In 7 van de 9 gevallen ontwikkelde zich een enkele wortel uit dit callus. Doorsneden toonden, dat het grootste deel van het callus was overgegaan in de vorming van den wortel. Stengels van driejarige planten werden in vier stukken gesneden en geplant; deze vormden alle een klein callus. Een van de apicale stukken vormde vlak boven het callus een wortel uit den stengel. Bij een ander („one of the second set"; vermoedelijk dus een van de stukken, grenzend aan het apicale)

ontstond een wortel uit het midden van het callus, evenals bij de zaailingen.

KUPFER wijst er op, dat het vermogen tot wortelvorming veel algemeener is („and more easily energized") dan dat tot de vorming van loten. De verhouding van de deelen, die alleen wortels vormden, tot die, waarin beide organen geregeneerd werden, was bij haar proeven 74 : 20. Verder bleek, dat, waar beide gevormd werden, de wortels eerder ontstonden; voorts de onafhankelijkheid (in de orgaanvorming) van het cambium. Verschillende gevallen worden meegedeeld, waarin een callus ontstond zonder medewerking van het cambium; in zulke calli ontstaan vaak wortelmeristemen en ook wel stengelknoppen. Ook bleek, dat beiderlei organen uit het cambium kunnen ontstaan zonder tusschenkomst van een callus.

De vraag, in hoever de regeneratie afhankelijk is van de aanwezigheid van een zekere hoeveelheid voedsel, wordt eveneens besproken. Het verband wordt vrij algemeen aangenomen. MAC CALLUM (Regeneration of plants, Bot. Gaz. 40 : 105) heeft het ontkend; evenzoo MORGAN, die er op wijst, dat bij dieren zelfs regeneratie mogelijk is in een toestand van uithongering. KUPFER komt op grond van eenige proeven tot een andere conclusie. De experimenten met in het duister gehouden bladen (Exp. 51 en 52) zijn echter weinig overtuigend. Van meer belang zijn de vergelijkende proeven met groene en kleurlooze stekken eener variegata-varieteit van *Commelina* (Spec.?) en eenige andere soorten. Terwijl de groene in 8 à 10 dagen wortelden, vormden de kleurlooze geen van alle wortels. Het bezit van een enkele groene streep, van 1.5 m.M. breedte, stelde de stek echter in staat te regenereeren. Werd deze streep verduisterd (door bedekking met O.-Indischen inkt) dan duurde het 4 à 7 dagen langer, voor er regeneratie optrad. Volgens het oordeel van de schrijfster pleit dit feit sterk voor de opvatting, dat het in de eerste plaats het ontbreken van voedsel is, wat de kleurlooze stengels verhindert te wortelen. Deze gevolgtrekking lijkt mij echter niet juist. Veeleer kan men in het feit, dat reeds een zeer smalle groene streep voldoende was om het regeneratieproces mogelijk te maken, een aanwijzing zien, dat hierbij stoffen (b.v. enzymen) in het spel zijn, die reeds wanneer zij in kleine hoeveelheden aanwezig zijn, hun invloed doen gevoelen. Proeven waarbij getracht werd het ontbrekende voedsel te vervangen (door cultuur in suiker- en peptonoplossingen) mislukten.

In de algemeene beschouwingen, waarmede het artikel besluit worden de verschillende theoriën betreffende de regeneratie en de polariteit zeer in 't kort besproken. Zij zijn, naar het oordeel

van KUPFER, alle ontoereikend om de verschijnselen bevredigend te verklaren. Het feit, b.v., dat de regeneratie van wortels zooveel algemeener (en sneller) plaats vindt dan die van stengels, wordt door geen der theoriën verklaard.

Een ophooping van voedingsmateriaal bij de onderbreking van een geleidend systeem is ongetwijfeld een van de factoren, die de regeneratie sterk bevordert. Toch leidt dit bij stengels met afgesneden knoppen en bij vele bladeren niet tot de ontwikkeling van een stengel-meristeem, ofschoon ook hier ongetwijfeld een voedselophooping aan de snijvlakken plaats vindt. Ook de regeneratieverschijnselen bij inflorescenties en vruchten, die steeds aan de basis optreden, niettegenstaande de voedselstroom omhoog gericht moet zijn, wijst er op, dat er andere factoren in 't spel zijn. KUPFER is van oordeel, dat men de oplossing zal moeten zoeken in „the old formative stuffs idea in perhaps somewhat altered form". Ik kom hierop aan het eind van dit hoofdstuk terug.

GOEBEL (1898) sluit zich aanvankelijk in zijn opvatting der polariteitsverschijnselen nog min of meer bij SACHS aan, zooals duidelijk blijkt uit de volgende passage. (Organographie, 1e Auflage, 1898, p. 37): „Diese Thatsachen lassen sich am leichtesten unter einen allgemeinen Gesichtspunkt bringen, wenn wir mit SACHS annehmen, dass die Stoffe, welche zur Bildung der verschiedenen Organe Verwendung finden, verschieden sind. Im normalen Pflanzenleben würden dann sprossbildende Stoffe den Sprossvegetationspunkten zufliessen, wurzelbildende dem Wurzelsystem, und dem Zufolge müssen bei einer Unterbrechung der Strombahnen dann Wurzeln am Wurzelpol, Sprosse am Sprosspol auftreten, während bei den Blättern die Strömungsrichtung der Bildungsstoffe immer nur nach der Sprossachse zugeht, und demgemäss die Neubildungen an den Basis auftreten". Intusschen blijkt reeds uit de genoemde paragraaph, dat GOEBEL zich van de denkbeelden van SACHS verwijdert. Het feit, dat (bij *Begonia*) de bladstekken van bloeirijpe planten veel sneller overgaan tot bloemvorming, dan die van nog niet bloeirijpe planten, verklaart SACHS door aan te nemen, dat in de eerstgenoemde bladeren de bloemvormende stoffen reeds aanwezig zijn. GOEBEL zegt: „Man könnte auch sagen, dass die Blätter blühreifer Pflanzen überhaupt ärmer an Baumaterial sein werden, dass die von ihnen gebildeten Adventivsprosse demzufolge von vornherein „ „geschwächt" " seien, und dass erfahrungsgemäss Blütenbildung durch Schwächung des vegetativen Wachstums begünstigt wird". In zijn latere publicaties laat GOEBEL het denkbeeld der specifieke vormingsstoffen geheel varen en tracht hij de regeneratie (en de daarbij

optredende polariteitsverschijnselen) geheel te verklaren uit de bewegingen der bouwstoffen in de intakte plant, de meer of minder sterke aantrekking door de vegetatiepunten daarop uitgeoefend, de onderbreking der banen waarlangs zich deze stoffen bewegen, de activeering van latente orgaanbeginsels bij verwijdering van (of totale afscheiding van) de gewone vegetatiepunten.

Betreffende de regeneratie van wortels vinden we in het 4de Hoofdstuk van de „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen" (B. Entwicklung und Neubildung von Wurzeln) een en ander wat met ons onderwerp in nader verband staat; (p. 171, „An Sprossachsen"). Bij planten, die vochtige standplaatsen hebben, zegt schr., komen „latente" wortelbeginsels zeer veel voor. Behalve *Salix*, noemt hij dan *Veronica Beccabunga, Myosotis palustris, Cardamine pratensis* en *Ribes nigrum*. Uit het feit alleen echter, dat zij in vochtige lucht (b.v. onder een klok) in groote hoeveelheden wortels vormen, mag men m. i. nog niet afleiden, dat er „wortelbeginsels" aanwezig zijn. Hiervan mag men naar mijn meening alleen spreken, wanneer op bepaalde plaatsen meristematische celcomplexen aanwezig zijn; deze moeten dus, nog voor er sprake is van ontwikkeling, met het microscoop zichtbaar zijn. [1])

Het is voor de wortelvorming vaak niet noodzakelijk, dat er een volledige afscheiding van de moederplant plaats vindt. Dikwijls is het voldoende als de verbinding met het wortelsyysteem slechts gedeeltelijk of zelfs in het geheel niet verbroken wordt, doch alleen in zijn functies belemmerd, b.v. door afkoeling. Hieruit concludeert schr., dat men ook zonder verwijdering van het wortelsysteem en zonder onderbreking van de vaatbundels de wortelvorming aan den (bovenaardschen) stengel kan te voorschijn roepen, als men het wortelsysteem inaktiveert. Het vermogen adventiefwortels te vormen verandert vaak bij een en denzelfden stengel met den leeftijd, b.v.: jonge loten van *Bryophyllum* bewortelen zich gemakkelijk, oudere niet.

In het hoofdstuk over „Polariteit" wordt het verschijnsel genoemd, dat aan een stek, welke geringd wordt, twee stengel- en twee wortelpolen optreden. Ook hierbij denkt schr. in de eerste plaats aan de onderbreking van de banen, welke de bouwstoffen geleiden. De mogelijkheid, dat er ook andere factoren in het spel zijn, wordt echter opengelaten: „Dass die lebenden

[1]) Hetzelfde geldt m. i. voor het wortelsysteem. Pag. 165 zegt GOEBEL: „Die Frage, ob es im Wurzelsystem latent bleibende Wurzelanlagen gibt, ist, wenigstens für *Vicia Faba*, zu bejahen". Het hiervoor gegeven bewijs is zwak en toont m. i. alleen, dat er nieuwe zijwortels gevormd kunnen worden, niet, dat er latente wortelbeginsels aanwezig zijn.

Zellen nicht nur als Leitungsbahnen für Baumaterialien, sondern auch für die Leitung von Reizen, die von einem Organ auf ein anderes ausgeübt werden können, in Betracht kommen, ist sehr wahrscheinlich. Indess stehen uns bestimmte Kenntnisse darüber derzeit nicht zu Gebote" (p. 223).

De polariteit der wortelvorming komt aan een stek in het algemeen slechts dan duidelijk voor den dag, wanneer de dispositie tot wortelvorming aan alle plaatsen van de as ongeveer gelijk is. Zeer vaak is dit echter niet het geval. Zoo hebben over het geheel de knoopen een sterkere dispositie tot wortelvorming, wat GOEBEL toeschrijft aan een ophooping van bouwstoffen en „eine Stauung der Leitungsbahnen". Evenzoo wordt het feit, dat de polaire verdeeling der wortels in sommige gevallen zich wijzigt met den leeftijd van den stengel, toegeschreven aan de verdeeling der bouwstoffen. Aan verschillende voorbeelden wordt voorts gedemonstreerd, dat stengels en stengelstukken verschillend gepolariseerd kunnen zijn, doordat stengels, die aan andere functies zijn aangepast dan de gewone, zich ook bij de regeneratie anders gedragen. Sommige gedragen zich als bladeren, zoowel wat de spruit- als wat de wortelvorming betreft; deze komen physiologisch met bladeren overeen (zoo b.v. stekken van de bladachtige takken van *Phyllanthus lathyroides);* andere als wortels, b.v. de rhizoomknollen van *Cordyline* en *Yucca.* Deze knollen bezitten weliswaar nog wel het vermogen aan hun top zich tot bebladerden stengel te ontwikkelen, maar niettemin „weicht die ganze Stoffverteilung hier doch offenbar von der der gewöhnlichen Sprosse ab und stimmt mit der in als Reservestoffbehälter dienenden Wurzeln vorhandenen überein" (p. 234). In het algemeen geldt: „Die bei der Regeneration auftretende Organordnung ist bedingt durch die an der unverletzten Pflanze herrschende".

Ten slotte moet ik nog eenige publicaties vermelden, die weliswaar met ons onderwerp in een meer verwijderd verband staan, waarin echter sommige van de in het voorafgaande opgeworpen vragen aan een nader onderzoek onderworpen worden.

DOPOSCHEG-UHLAR (1911) heeft een onderzoek ingesteld naar de polaire plaatsing der regeneraten aan internodiën zonder vegetatiepunten. VOECHTING (Organbildung I) neemt — op vrij onvoldoende gronden — aan, dat ook aan zulke internodiën de tegenstelling tusschen top en basis duidelijk optreedt. Hij komt, op grond van een aantal waarnemingen (aan *Begonia*-soorten, vareninternodiën (e. a.) tot de conclusie, dat aan zulke internodiën de wortelregeneraten weliswaar meestal polair verdeeld zijn, doch dat de plaatsing der stengelregeneraten in den regel

willekeurig, slechts bij uitzondering polair is. Schr. verklaart dit door het feit, dat aan zulke stengelstukken de vegetatiepunten ontbreken, welke als „Anziehungszentren" zouden kunnen werken. Ten einde voorts eenig inzicht te krijgen in het verband tusschen het optreden der regeneraten en de storing in het transport der bouwstoffen, doet hij een aantal proeven (met *Begonia discolor*) waarbij internodiumstukken slechts ten deele geïsoleerd worden, n.l. door twee tegenovergesteld gerichte insnijdingen in den stengel, zoo diep als mogelijk was zonder een totale scheiding teweeg te brengen. Hierbij blijkt, dat dit gedeeltelijk geïsoleerde internodiumstuk den invloed van de zich aan beide einden bevindende stengelstukken ondervindt. Aan den met het topgedeelte samenhangenden kant ontstaan wortels (evenals aan de partieele basis van het topgedeelte zelf), aan den met het worteldeel samenhangenden kant ontstaan stengels, evenals aan den top van dit deel. Voorts vinden we in dit artikel een mededeeling over een vermoedelijke enzymbewerking bij bepaalde orgaanvormende processen (zie bladz. 70).

Het artikel van SCHUBERT (1913) vormt een belangrijke bijdrage tot de kennis van de wortelvorming der Monocotylen. Evenals GOEBEL hecht de schrijver groote beteekenis aan de „organische bouwstoffen" (en de banen waarlangs zich deze bewegen) voor de wortelvorming. Zoo zegt hij b.v. naar aanleiding van Aloë-planten, die in kleine kuipen tamelijk droog gecultiveerd werden (pag. 30): „So mögen die trocken gehaltenen, mit geringen anorganischen Baustoffen versehenen Pflanzen in ihren Wachstum gehemmt worden sein, während sie andererseits mit ihrer reich beblätterten Baumkrone assimilieren konnten, so dasz organische Baustoffe reichlich vorhanden waren. Das Ueberwiegen der organischen Baustoffe im Stamme über die anorganischen Aschenbestandteile, begünstigt durch das Vorhandensein der wasserreichen Zellen, hat wohl die Wurzelbildung am Stamme veranlaszt, die an sich ganz zwecklos ist, da ja die Wurzeln in der trockenen Luft stets abstarben." Het komt me voor, dat deze „zuiver causale" verklaring zeer aan critiek onderhevig is; ook gaat het m. i. niet aan, de wortelvorming dezer planten (waarbij het eigenlijke wortelsysteem zich in kleine kuipen bevond, die bijna geheel door de wortels werden ingenomen, welke bovendien zelden begoten werden) zonder meer „zwecklos" te noemen. Dat men echter ook langs dezen weg gevaar loopt tot tegenstrijdigheden en gewrongen verklaringen te komen, blijkt daar waar de schrijver ingaat op de beteekenis van de knoopen voor de wortelvorming. Evenals GOEBEL meent hij, dat deze te zoeken is in een „Stauung der Leitungsbahnen

en, als gevolg daarvan een ophooping van bouwmateriaal in den knoop en in zijn nabijheid. Het feit, dat bij *Pothos* als regel de knoopwortel tegenover het blad zich het krachtigst ontwikkelt, wordt nu daaraan toegeschreven, dat de zijspruit werkt als „Anziehungspunkt für Baustoffe". Hierdoor onttrekt zij bouwstoffen aan den in haar nabijheid geplaatsten wortel, zoodat deze door de er tegenovergeplaatste beter gevoede overvleugeld wordt. Bij *Hoya carnosa* echter, neemt men waar, dat de wortels optreden in orthostichen onder de bladinplanting. SCHUBERT betoogt, dat de verklaring van BRUHN (Beiträge zur experim. Morphologie der Luftwurzeln; Flora Bd. 101, 1910), volgens welke de eerste aanleg dezer wortels plaats vindt onder invloed van de uit de bladeren zich omlaag bewegende assimilaten, niet opgaat; immers, de wortels komen reeds voor den dag op een tijdstip, waarop de bladeren nog „gänzlich rudimentär" zijn. In dit geval veronderstelt de schrijver, dat de bladeren en de okselknoppen aanvankelijk als attractiepunten voor de bouwstoffen werken, „dann aber frühzeitig ihre Entwicklung einstellten, so dasz jetzt ein Ueberschusz durch die weiter zufliessenden Baustoffe entstand, ein Umstand der dann die Wurzelbildung gefördert haben mag".

LUNDEGAARDH (1910) houdt zich in zijn onderzoek naar de wortelvorming bij *Coleus hybridus* in hoofdzaak bezig met de verschijnselen aan mechanisch gebogen stengeldeelen en de factoren, die daarbij in het spel zijn. Het is overbodig hier op deze onderzoekingen in te gaan.

CURTIS (1918) heeft den invloed nagegaan van een behandeling met verschillende stoffen (kaliumpermanganaat, suikeroplossingen enz.) op het wortelvormend vermogen van stekken, in het bijzonder van *Ligustrum ovalifolium*.

De onderzoekingen van PLETT (1921) aangaande de regeneratie aan internodiën, zullen in het laatste hoofdstuk ter sprake komen. Als hoofdresultaat van dit zeer uitgebreide onderzoek wil ik hier alleen vermelden, dat de aanleg van callus en adventiefwortels duidelijk door de polariteit beheerscht wordt, dat dit echter voor den aanleg van adventiefspruiten zeer zeker niet het geval is. De verdeeling der voedingsstoffen speelt bij de vorming der adventiefwortels slechts een ondergeschikte, bij die der adventiefspruiten in het geheel geen rol.

Zooals in het laatste hoofdstuk zal blijken, ben ik van oordeel, dat een zeker verband, wat er tusschen de ontwikkeling van stengel en wortel aan den dag komt, opgevat kan worden als een uiting van chemische correlatie (een chemomorphose) derhalve.

In het bijzonder acht ik het waarschijnlijk, dat de wortelontwikkeling geregeld wordt door een hormon, dat de bovenaardsche plant vormt; een prikkelstof derhalve, die vermoedelijk in de bladeren ontstaat en door het phloeem zich naar omlaag beweegt.

Ik wil daarom ten slotte hier een overzicht laten volgen van hetgeen men in de literatuur aantreft betreffende interne secretie en het voorkomen van hormonen in de planten. Meer dan een beknopt résumé, zonder aanspraak op volledigheid wordt hier niet mee beoogd. Te meer lijkt mij dit wel gewenscht nu reeds hier en daar in de tuinbouwliteratuur de hypothese der interne secretie begint door te dringen. Zoo vindt men de verschijnselen van correlatie tusschen de verschillende deelen van een taksysteem bij BARKER en LEES (1920), beschreven onder de eenigszins eigenaardige benaming van „LOEB effect" en de beschouwing, die in hoofdzaak al bij ERRÉRA te vinden is, als „LOEB's hypothesis of growth inhibition".

Uit het voorafgaande is gebleken, dat reeds zeer vroeg getracht werd de verschijnselen van wortel- en stengelvorming in verband te brengen met tegengesteld gerichte materiaalverplaatsingen in de plant. Ik behoef slechts te wijzen op hetgeen vermeld werd van de inzichten van DUHAMEL, KNIGHT, MOHL e. a. SACHS formuleert het hiermede verwante denkbeeld der orgaanvormende stoffen. Hij neemt evenveel specifieke vormingsstoffen aan, als er verschillende orgaanvormen aan de plant te onderscheiden zijn. In den regel worden ook bij hem de beide stoffen, die wortel en stengel zouden vormen, het meest op den voorgrond gesteld. Wat het wezen dezer orgaanvormende stoffen betreft, wij zagen reeds, dat SACHS zich hierover niet met stelligheid uitlaat: òf de verschillen liggen in de bouwstoffen zelf, òf er zijn bepaalde stoffen in zeer kleine quantiteiten aanwezig, die veroorzaken, dat de bouwstoffen bepaalde organische vormen aannemen.

De ontwikkeling van de hier bedoelde denkbeelden is verder sterk beïnvloed, 1°. door het onderzoek der plantengallen, 2°. door de dierphysiologie. Wat het eerste betreft kan ik hier verwijzen naar het literatuuroverzicht bij MAGNUS, Die Entstehung der Pflanzengallen, Allgemeiner Teil, p. 120. Ik wil hier volstaan met te vermelden, dat BEYERINCK in zijn onderzoekingen over de ontwikkeling der Cynipidengallen, er toe komt aan te nemen, dat zoowel de vorming der gallen als de normale orgaanvorming tot stand komt door de werking van specifieke „groeienzymen". Een van beide denkbeelden, waartusschen SACHS nog weifelde, heeft dus bij hem vasteren vorm aangenomen, en het is eenigszins scherper omlijnd, door de vervanging van „orgaan

vormende stoffen" door „groeienzymen". SACHS heeft er dan ook een steun voor zijn beschouwingen in gezien.

Het denkbeeld van de groeienzymen vinden wij ook bij KUPFER (1907), die er een theorie der regeneratieverschijnselen op baseerde. Het vermogen op een bepaald punt wortels of stengels te vormen, schrijft zij toe aan de aanwezigheid van bepaalde enzymen. In de bevruchte eicel zijn beide aanwezig; naarmate de plant zich ontwikkelt, heeft er een verdeeling plaats, welke de schrijfster zich zóó voorstelt, dat het stengelvormend enzym hoofdzakelijk gelocaliseerd wordt aan de stengelpunten en de knoopen, terwijl het wortelvormend enzym een vast bestanddeel is van nagenoeg alle cambiumcellen. De schr. gaat in groote trekken na, hoe men zich de werking van dit enzym kan denken. Zij stelt zich voor, dat het wortelvormend enzym der cambiumcellen normaliter verhinderd wordt in zijn werking door de omringende weefsels en misschien ook door de afwezigheid van voldoend voedingsmateriaal. Bij het maken van een snede kunnen dan verschillende factoren (wondprikkel, ophooping van materiaal enz.) de werkzaamheid van het enzym in gang zetten. Schr. wijst voorts op de mogelijkheid, dat het enzym niet als zoodanig, doch in den vorm van een proënzym aanwezig is, dat onder bepaalde omstandigheden overgaat in het enzym; of wel, dat er een kinase of ook antiënzymen in het spel zijn. KUPFER is van oordeel, dat het mogelijk zal zijn deze theorie te toetsen, door extracten van bepaalde organen te maken en met deze injecties te verrichten.

De invloed van de dierphysiologie op de ontwikkeling dezer denkbeelden is reeds te bespeuren bij ERRÉRA (1910). In een artikel, dat hoofdzakelijk handelt over correlatieverschijnselen tusschen de deelen van een taksysteem (bij coniferen) zegt hij ..... „car une foule de faits conduisent à admettre, tout chez les plantes que chez les animaux, que des excitations partent sans cesse de chaque organe et vont retentir sur l'activité de tous les autres. L'hypothèse la plus plausible parait être d'attribuer ces excitations à des „ „secrétions internes" ", émanées des différentes parties et qui iraient porter leur action dans l'organisme tout entier".

FITTING (1909/1910) heeft de hormonen in de botanische literatuur ingevoerd. Bij zijn onderzoekingen betreffende de postflorale processen bij Orchideeënbloemen, vond hij aan het buitenoppervlak der polliniën stoffen, die — met den stempel in aanraking gebracht — in staat zijn in de bloem bepaalde ontwikkelingsphysiologische processen in gang te zetten. „Hier haben wir es augenscheinlich zu tun mit einem von der Pflanze produ-

zierten Reizstoff, der sich, wie ich in einem früheren Aufsatze ausgeführt habe, an die im Tierkörper bisher nachgewiesenen Reizstoffe anschlieszt. STARLING, dem wir aus Tierphysiologischen Gebiete grundlegende Untersuchungen über diese so interessanten Körper verdanken, hat für das Tier vorgeschlagen alle derartigen Stoffe, die im eigenen Stoffwechsel des Organismus erzeugt, ohne Nahrungsstoffe zu sein, als Reizstoffe die Entwicklung oder die sonstige Lebenstätigkeit des Organismus beeinflüssen, mit dem Namen Hormone zu bezeichnen. Ich möchte vorschlagen, diesen Terminus auch für die Pflanze zu verwenden. Doch empfiehlt es sich vielleicht, blosz solche Reizstoffe Hormone zu nennen welche die Entwicklungsvorgänge beeinflüssen, also entwicklungsphysiologisch von Bedeutung sind. In diesem Sinne also wären wohl die Reizstoffe der ungekeimten Pollinien echte Hormone. Wo sonst bei der Pflanze noch Hormone vorkommen, wissen wir zur Zeit nicht. Doch es ist nich unwahrscheinlich, dass sie in nicht oder schwer diffusibler Form vielleicht eher als in leicht diffusibler auch bei der Pflanze weiter verbreitet sind."

Waarom FITTING hier aan het woord hormonen een beteekenis wil geven, welke afwijkt van de in de dierphysiologie gebruikelijke, is niet recht duidelijk. Van meer belang is, dat hij aantoont, dat de hier bedoelde prikkelstoffen niet van enzymatischen aard zijn, wat er toe bijdraagt „die immer noch weit verbreitete Annahme zu erschüttern, dass hauptsächlich Enzyme („Wuchsenzyme") als gestaltsbeeinflüssend in Betracht kämen". FITTING blijft echter eenigszins huiverig voor „Analogieschlüsse vom Tiere auf die Pflanze" ..... „weil der Pflanze ein dem Blut und Lymphgefässen entsprechendes Zirkulationssystem fehlt".

Het komt mij echter voor, dat dit geen reden behoeft te zijn om de werking van hormonen ook bij de planten te betwijfelen. Weliswaar kan er hier geen sprake zijn van afscheiding in een door de plant geregeld circuleerende vloeistof. Het staat echter toch wel vast, dat ook in de plant geregelde stoftransporten langs zeer bepaalde banen plaats vinden, welke als dragers der hormonen kunnen fungeeren. Aan den anderen kant valt er niet aan te twijfelen, dat ook bij lagere dieren en embryos, waar nog geen sprake is van een gesloten bloedbaan, hormonewerkingen in het spel komen.

HABERLANDT (1913) heeft het bestaan van bepaalde prikkelstoffen aangenomen om het feit te verklaren, dat in kleine dunne schijfjes uit het merg van den aardappel bijna zonder uitzondering alleen dàn deelingen optreden, wanneer zij een fragment van een vaatbundel bevatten, speciaal leptoom-elementen. In de schorslaag van den knol is de aanwezigheid dezer elementen niet

zoo noodzakelijk als in het merg. Evenwel is ook hier de bevorderende werking zeer duidelijk merkbaar. Hij tracht nu aan te toonen, dat hierbij een prikkelstof in het spel is, die in het phloeem (en wel in „Geleitzellen") wordt gevormd en die in combinatie met den wondprikkel de parenchymcellen er toe brengt zich te deelen.

Dat wij hier te doen hebben met een prikkelwerking, die gebonden is aan de aanwezigheid van een bepaalde stof, derhalve transportatief is, toont hij aan door het feit, dat ook in kleine phloeemlooze stukjes celdeelingen optreden, wanneer deze door middel van een agarlaagje op grootere, phloeembevattende worden vastgehecht. Over den aard van dezen prikkelstof zegt hij alleen: „Es bleibt vorläufig dahingestellt, ob es sich um ein Enzym — ein Wuchsenzym im Sinne BEYERINCKS oder um einen anders gearteten Reizstoff handelt, der den sogenannten Hormonen des tierischen Organismus an die Seite zu stellen wäre". HABERLANDT (1914 en 1921) en LAMPRECHT (1918) hebben deze onderzoekingen uitgebreid over andere knollen (raapkool) en bladeren *(Peperomia, Bryophyllum)* en bevestigen het reeds verkregen resultaat, dat er door de vaatbundels een prikkelstof wordt afgescheiden, die in combinatie met den wondprikkel celdeelingen veroorzaakt. Hij acht het niet onwaarschijnlijk, dat we hier met een oxydase te doen hebben, wellicht indentiek met het door RACIBORSKI (Ein Inhaltskörper des Leptoms, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1898) beschreven leptomine, „ein mit Sauerstoff beladenes Vehikel".

Op het wezen van den wondprikkel gaat HABERLANDT eerst in het laatste artikel (1921) uitvoerig in. Hierbij komt hij tot resultaten, die zich geheel aansluiten bij de door WIESNER ontwikkelde denkbeelden (zie bldz. 43). Waar we zien, dat ten gevolge van een wond celdeelingen optreden, worden deze veroorzaakt door afbrekingsprodukten, die in mechanisch beschadigde of gedoode cellen optreden en als wondprikkelstoffen of wondhormonen fungeeren. De celdeelingen treden dan in den regel op in de aangrenzende onbeschadigde cellen, wanneer daarin de hormonen overgaan, òf ook in de beschadigde cellen zelf, wanneer deze nog in leven zijn, waarbij ze dan zelf door volkomen intakte cellen omgeven zijn. HABERLANDT meent dus het bestaan van tweeërlei celdeelingshormonen te hebben aangetoond:

1°. de deelingshormonen, die door het leptoom gevormd worden,

2°. de wondhormonen.

Vermoedelijk bestaat er nog een derde kategorie van deelingshormonen, die door de meristemen gevormd worden „zu deren physiologische Merkmalen es eben gehört, dass sie diese Hormone selbst zu erzeugen vermögen".

Ook bij de vorming van callusblazen is in vele gevallen de afhankelijkheid van wondhormonen aan te toonen (b.v. bij koolrabi-knol). De wondhormonen kunnen dus als deelingshormonen of als groeihormonen fungeeren. Over den chemischen aard dezer hormonen valt nog weinig te zeggen. Dat met een gekookte weefselbrei veel geringere resultaten werden verkregen, wijst er volgens HABERLANDT duidelijk op, „dasz an der Bildung der Wundhormone Enzyme beteiligt sind, die autolytische Prozesse einleiten". Wat hun werking betreft, zijn er twee mogelijkheden te opperen; zij kan zijn direct of „Hemmungsstoffe beseitigend".

Uit het voorafgaande blijkt, dat, wanneer bij verwondingen, isolatie van deelen en dg., regeneratieprocessen optreden, deze volgens de opvatting van HABERLANDT in het algemeen ingeleid zullen worden onder den invloed van tweeërlei homonen, 1°. die, welke direct ontstaan door de verwonding en van uit de gewonde of gedoode cellen der aangrenzende binnendringen, 2°. die, welke door bepaalde elementen van het phloeem worden afgescheiden, een proces, dat zich onafhankelijk van de verwonding afspeelt. Terecht merkt HARTSEMA (1924) op, dat het wel eigenaardig is, dat de prikkelwerking, die van het phloeem uitgaat, alleen bemerkt wordt, wanneer men een wond gemaakt heeft. „HABERLANDT denkt aan samenwerking met den wondprikkel, maar meent ook, dat misschien ten gevolge van verwonding meer prikkelstof zou worden gevormd en afgescheiden." HARTSEMA merkte eveneens de eerste deeling op in parenchymcellen naast het phloeemgedeelte. Doch tevens, dat deze invloed alleen boven en niet onder de wond was waar te nemen. In verband daarmede schrijft zij: „Mij lijkt het voor de hand te liggen om verband te zoeken met het verstoren van het voedseltransport door het zeefgedeelte." Ik zou hierbij dit willen opmerken: Het komt me voor, dat HABERLANDT geen voldoende gronden aanvoert, om uit het feit, dat oogenschijnlijk het bedoelde hormon uit het phloeem diffundeert te concludeeren, dat het ook daarin gevormd wordt. Ik voor mij acht het waarschijnlijk, dat ook het phloeem uitsluitend een geleidend en geen secerneerend systeem is. Wanneer men echter aanneemt, dat er door de meristemen hormonen gevormd worden (zooals HABERLANDT vermoedt) en ook door andere, functionneerende organen, zooals de bladeren en voorts, dat deze zich door het phloeem bewegen, mag men hieruit con-

cludeeren, dat in den regel in het phloeem een zekere hoeveelheid dezer hormonen aanwezig zal zijn. Bij een basipetale beweging uit het blad beweegt het zich dus, bij de verwondingen, zooals HARTSEMA die aanbracht, naar het basale wondvlak toe, doch trekt het van het tegenoverliggende wondvlak weg. Dat de meer of mindere aanvoer van bouwstoffen van invloed is op de quantitatieve ontwikkeling der regeneratie is zeer plausibel, immers, zonder een verbruik van een zekere hoeveelheid bouwmateriaal is geen regeneratie denkbaar. Dat de invloed hiervan zich bij het optreden der eerste deelingen zou doen gevoelen, acht ik echter zeer onwaarschijnlijk. PLETT komt in het genoemde onderzoek ook weder tot het resultaat: „Voraussetzung für jeden Regenerationsprozess ist das Vorhandensein einer Mindestmenge von Nährstoffen. Nährstoffanhäufungen kommen als auslösender Regenerationsreiz wohl nicht in Betracht. En verder: „Eine Beziehung zwischen der Lokalisation von Adventivsprossen und Nährstoffanhäufungen ist nicht fest zu stellen".

MATHISZIG (1913) is van oordeel, naar aanleiding van een onderzoek bij *Sempervivum Funkii,* dat de door hem waargenomen verschijnselen verklaard moeten worden door het voorkomen van specifieke bloemvormende stoffen, groeienzymen. Hij neemt aan, dat in het algemeen de correlatieverschijnselen der planten tot stand komen door de werking van zulke enzymen. Het experimenteele bewijs voor het bestaan van deze bloemvormende stof is echter door hem niet geleverd.

Belangrijker is in dit opzicht het onderzoek van DOPOSCHEG-UHLAR (1911). Deze stelde een onderzoek in naar de vorming der bolknolletjes („Zwiebelknöllchen") bij *Gesnera graciosa.* De bladeren dezer plant vormen, wanneer zij in den herfst gestekt worden knolletjes, in het voorjaar alleen blad- en bloemstengels. Uitgaande van de veronderstelling, dat hierbij een groeienzym in het spel is, trachtte hij voorjaarsstekken tot knolvorming te brengen door ze te behandelen (in Juni) met een extract, in den herfst uit knolletjes bereid. De bladeren werden gedeeltelijk met dit extract ingespoten, gedeeltelijk werden ze van de moederplant afgesneden, terwijl de bladsteel zich in de oplossing bevond, zoodat het extract door de zuigingsdruk werd opgenomen en vervolgens de bladsteel rechtop in zand geplaatst. Het resultaat was, dat op 2 September 52 bladeren regeneraten gevormd hadden. Hiervan hadden er 46 knolletjes gevormd, terwijl alle niet behandelde stekken uitsluitend bladstengels voortbrachten. Van de genoemde 46 planten hadden er 17 alleen knolletjes, 29 bovendien stengelspruiten gevormd. Schrijver's conclusie luidt: ..... „so kann man einstweilen nur sagen, dasz durch

die Behandlung von *Gesnera* — Blattstecklingen mit einer aus Zwiebelknöllchen nach Art von Enzymdarstellung gewonnenen Lösung, diese Stecklinge zu einer Zeit wo die Kontrollstecklinge nur Laubsprosse regenerierten, 88 % Zwiebelknöllchen in Erscheinung brachten".

Ik dien ten slotte een overzicht te geven van de onderzoekingen van LOEB op het gebied der regeneratieverschijnselen. Deze onderzoekingen, verricht met *Bryophyllum calycinum*, bevatten veel interessant feitenmateriaal. Wat echter de interpretatie daarvan betreft, dient opgemerkt te worden, dat de schrijver voortdurend van opvatting verandert en al naar gelang van de waarnemingen telkens zijn standpunt wijzigt. Het is daardoor vrijwel onmogelijk te zeggen, wat men te verstaan heeft onder „LOEB's hypothesis" en van „LOEB effect" te spreken is m. i. volkomen dwaasheid.

In het eerste artikel (1915) wordt een theorie opgesteld, die zeer weinig nieuws bevat; de schrijver zegt trouwens zelf, dat zijn beschouwingen overeenkomen met die van DUTROCHET, GOEBEL e. a. „Indien een orgaan *a* de regeneratie of groei belemmert in een orgaan *b*, versnelt en begunstigt *b* in den regel („often") de regeneratie in *a*". Deze regel is het best te verklaren, door aan te nemen, dat het belemmerende orgaan iets ontvangt van het belemmerde, iets wat noodzakelijk is voor regeneratie. Hij zet dan uiteen, dat dit overeenstemt met de opvatting van oudere botanici: dat aan den materiaalstroom („the flow of material") en de versperring van dezen stroom bij verwonding de verschijnselen van inhibitie bij de regeneratie en de correlatieverschijnselen zijn toe te schrijven. In het kort komt dus zijn beschouwing hierop neer: Regeneratie is een verschijnsel van groei. Bij de intacte plant heeft op bepaalde punten groei plaats en wel op die punten, waarheen zich een materiaalstroom richt. (Waardoor deze stroom ontstaat blijft geheel duister. Terloops wordt gesproken van „the dynamical factors determining the flow"). Deze stroom onttrekt aan andere, voor ontwikkeling vatbare punten materiaal; daardoor groeien deze punten niet. Wordt nu van een plant *p* een stuk *q* afgesneden en treedt in *p* en *q* (of in een van beide) regeneratie op, dan is dit daaraan toe te schrijven, dat de normale materiaalstroom onderbroken wordt. Het materiaal kan nu andere voor ontwikkeling vatbare punten ten goede komen; deze gaan zich nu ontwikkelen. In het tweede artikel (1916) voert hij dan het begrip „Suction", zuiging, in: De stroom, die in bepaalde gevallen aan de bladeren de noodige stoffen onttrekt, waardoor de randknoppen zich niet kunnen ontwikkelen, wordt veroorzaakt door een „Suction" uitgaande

van de groeiende toppen van den stengel. Blijkbaar heeft de schrijver zelf de behoefte gevoeld een dynamische verklaring te geven van het ontstaan der materiaalstroomingen. Zoo zegt hij b.v. (p. 302): „The experiments show that a vigorous growth in the notches of a leaf can act as a center of „ „suction" " which may prevent the flow of sap to the cortex and thus prevent the growth there, if the suction by the stem, or in the case the cortex, is not too strong". Het is duidelijk, dat de schrijver zich hier de groeiende toppen en randknoppen als krachtcentra gedacht heeft, „centra van zuiging". Niettemin zegt hij, dat „suction" voor hem slechts een symbool is om de richting en betrekkelijke snelheid van den stroom aan te geven. Het komt me voor, dat een zoodanig symbolisch gebruik van een woord niet anders dan begripsverwarrend kan werken.

In een volgend artikel (1917,2) worden de hormonen ingevoerd. In dit stuk worden onderzoekingen meegedeeld betreffende de geotropische krommingen van horizontaal geplaatste stengels, den invloed die de bladeren daar op hebben (verschillend naar gelang van de plaatsing) en in verband daarmede de wortelvorming (en de scheutvorming) aan zulke stengels. Het gaat hier dus over de vorming van organen, die nog niet in aanleg aanwezig waren en het prikkelen tot hernieuwden groei van reeds uitgegroeide weefsels. De schrijver heeft hier blijkbaar geen kans gezien met de verschillend gerichte materiaalstroomingen er uit te komen, zelfs niet met behulp van een symbolische zuiging. Er worden nu wortelvormende stoffen aangenomen („substances which induce root formation"); ieder blad produceert scheutvormende stoffen, die zich in apicale richting, en wortelvormende, die zich in basale richting verplaatsen. In een horizontaal geplaatsten stengel verzamelen deze zich aan de onderzijde. Daarnaast schijnt dan een specifieke substantie te bestaan (hormone), die verantwoordelijk is voor de geotropische kromming: „The hypothetical geotropic hormone is associated (or identical) with the root-forming hormone", althans bij *Bryophyllum*. Uitgaande van de theorie van SACHS betreffende specifieke orgaanvormende stoffen, komt hij tot het bestaan van specifieke geotropische substanties, die beide een neiging hebben zich aan de onderzijde van een horizontaal opgehangen stengel te verzamelen en beide tot groei prikkelen, de een van wortels, de andere van schors.

In een vierde artikel (1918,2) is de hormonentheorie blijkbaar weer verlaten. De opvattingen van NOLL (morphaestesia) en DRIESCH (entelechy) worden verworpen als interpretaties „in the pure verbal way" en de meer chemische van BONNET en DUHAMEL gehuldigd. Het bestaan van orgaanvormende stoffen is niet te

bewijzen. De schrijver keert blijkbaar geheel terug tot de opvattingen van het eerste artikel. De groei (van de randknoppen der bladeren en de stengelknoppen) wordt omschreven als „massawerking" van stoffen, aanwezig of gevormd in de bladeren en het quantitatieve onderzoek wordt meer en meer op den voorgrond geplaatst. De „regeneratie" (ontwikkeling der randknoppen) bij het geïsoleerde blad is een gevolg van deze massawerking van stoffen, die voor de isolatie uit het blad in den stengel overvloeiden.

De vermelde proeven gaan uitsluitend over de ontwikkeling der randknoppen, in verband met de massa der bladeren. Er wordt aangetoond, dat de massa der gevormde scheuten evenredig is met de bladmassa, onafhankelijk van het aantal der gevormde scheuten.

In een artikel in Science (1917,1), eenige maanden vóór het vorige verschenen, worden nog beide dingen, voedingsmaterialen en daarnaast specifieke stoffen, in den zin van SACHS, aangenomen, ofschoon de laatste min of meer aarzelend. De schrijver voelt blijkbaar, dat men met het „materiaal" en de massawerking daarvan alléén er toch niet komt. Voor het specifieke van de vormingen moeten toch weer specifieke substanties worden aangenomen. Het is klaarblijkelijk een hinken op twee gedachten. Zoo zegt hij (bldz. 118): „Our experiments suggest that the cause is the same in both cases, namely, a mass action of the nutritive and possibly also of some specific substances upon the cells of dormant buds or upon the cells of the lower side of horizontal branches which leads to a rapid synthesis and growth in the cells". Iets verder zien we met verbazing de hormonen weer geheel verdwijnen: de geotropie is geheel een massawerking „probably of the common nutritive material circulating in the sap". De zwaartekracht speelt alleen een „passieve rol"(!)

Een volgend artikel (1918,1) houdt zich alleen bezig met de door geïsoleerde bladeren voortgebrachte scheuten en is in hoofdzaak quantitatief; van hormonen is hierin niets te vinden.

Belangrijker in ons verband dan de voorafgaande publicaties, is een artikel, verschenen in 1919 (1), waarin de schrijver een verklaring tracht te geven van de polariteit, die zich uit bij de regeneratieverschijnselen. Hij ontwikkelt een theorie, welke geheel berust op de aanwezigheid van prikkelstoffen; het karakter van deze stoffen is thans echter niet in de eerste plaats orgaanvormend, doch orgaanvorming-belemmerend. Het is duidelijk hoe LOEB tot deze gewijzigde opvatting komen moest. Tot nu toe heeft hij de waargenomen inhibitieverschijnselen steeds verklaard door het onttrekken van voedingsstoffen, omdat hierbij

alleen sprake was van een correlatie tusschen zich ontwikkelende (of voor ontwikkeling vatbare organen), zooals de bladrandknoppen en de stengelknoppen. Thans echter constateert hij den belemmerenden invloed, welke door een volkomen uitgegroeid orgaan (blad) wordt uitgeoefend, op alle er onder geplaatste knoppen. De eerstgenoemde opvatting is thans niet meer te handhaven. LOEB nam waar (bij *Bryophyllum calycinum),* dat de bladeren, zoowel als de groeiende loten, een belemmerenden invloed („inhibitory influence") uitoefenen op den groei van al de slapende knoppen, die zich lager aan den stengel bevinden. Aannemend, dat deze invloed wordt uitgeoefend door bepaalde bestanddeelen in het sap, dat door groeiende knoppen en bladeren wordt uitgezonden („sent out") komt hij tot deze theorie: Wanneer wij een stengelstuk van *Bryophyllum* uitsnijden en alle bladeren verwijderen, zullen de belemmerende stoffen in den stengel voortvloeien in basale richting. Het apicale deel van het stengelstuk zal het eerst voldoende vrij zijn van deze stoffen en de knoppen, die hier gelegen zijn, zullen het eerst tot loten uitgroeien. Deze zullen op hun beurt belemmerende stoffen vormen, die in basale richting vloeiend, den groei van de andere knoppen zullen belemmeren. Aan den anderen kant zijn de invloeden, die de lootvorming belemmeren, gepaard (of identiek) met invloeden, die de wortelvorming begunstigen. [1]) De invloed van het blad op de regeneratie der wortels is derhalve juist de tegengestelde van die op de regeneratie der loten: het blad bevordert de vorming van wortels in de basale deelen van den stengel; beide werkingen nemen toe met de massa van het blad (aangetoond door proeven, waarbij het bladoppervlak verkleind werd). Op deze wijze brengt, volgens LOEB, het blad door zijn interne secretie het polaire karakter der regeneratie tot stand. „Indien men kon aantoonen, dat een plant een gesloten circulatiesysteem had, vergelijkbaar met dat der dieren, zouden al deze feiten gemakkelijk begrijpbaar worden, door aan te nemen, dat stoffen, welke belemmerend werken op de lootvorming (en stoffen, die de wortelvorming begunstigen) met den neerdalenden sapstroom van het blad naar den wortel getransporteerd worden, waar zij vastgehouden worden of zoodanig veranderd, dat het opstijgende sap practisch genomen (doch niet absoluut) vrij is van deze stoffen en alleen het voedingsmateriaal bevat voor de vorming van loten." In 't kort samengevat behelst deze verhandeling dus de waarnemingen, dat een blad de lootvorming bevordert aan den top en belemmert

[1]) In het artikel Science, 1917, Vol. XLVI, p. 551, zegt LOEB ook: „These inhibitory substances may be identical with or may accompany the root-forming hormones".

aan de basale deelen en dat deze verschijnselen een functie zijn van de massa van het blad. Voorts de theorie, dat deze werking is toe te schrijven aan een orgaanvorming-belemmerende stof, die zich naar omlaag beweegt. De bevorderende invloed op de wortelvorming, die daar mee gepaard gaat, wordt òf door dezelfde stof uitgeoefend òf door een begeleidende, specifiek wortelvormende stof.

In een publicatie, welke een half jaar na de laatstgenoemde verschijnt (1919,2) en die in hoofdzaak gaat over de wortelvorming, zien we echter LOEB ook deze theorie weer loslaten. („The assumption of the existence of specific inhibitory substances which the writer had used tentatively in two preceding papers, and which was based on the experiments of geneticists, is not needed for the explanation of the results published in this paper.") In dit artikel wordt thans de wortelvorming van *Bryophyllum* nagegaan en de factoren, die er invloed op hebben (massa van het blad, licht, zwaartekracht). De regeneratie wordt weder „a phenomenon of nutrition or chemical mass action" en. . . „it will also become necessary to account for this polarity in terms of nutrition or mass action".

LOEB neemt waar, dat slapende knoppen voor de ontwikkeling van luchtwortels aanwezig zijn in den oksel van ieder blad (apicaal van den slapenden stengelknop). Hij leidt uit zijn proeven af, dat deze door den snellen groei van de basale wortels, in den grond of in het water, verhinderd worden uit te groeien. „To explain this inhibition it suffices to assume that a more rapidly growing organ in a plant generally inhibits the more slowly growing organ of the same kind in other parts of the plant. The principle is, perhaps, the most generally active in the phenomena of correlation". Van de waargenomen verschijnselen is voorts nog te vermelden, dat volgens LOEB de massa der gevormde wortels toeneemt met de massa van het aan den stengel gehechte blad; een „exact mathematical relation" was echter niet te constateeren. Bladeren, welke in het duister gehouden worden, bevorderen de wortelvorming niet.

Eenige latere publicaties (1920) bevatten in hoofdzaak quantitatieve waarnemingen betreffende de regeneratieverschijnselen en den aard van den invloed der zwaartekracht op de plaatsing der regeneraten; zij zijn voor ons van ondergeschikt belang.

Uit het voorafgaande overzicht der onderzoekingen, door LOEB op dit gebied verricht, kan m. i. voldoende blijken, dat zij belangrijk feitenmateriaal bevatten; tevens echter, dat een wat vastere lijn in de interpretatie daarvan zeer gewenscht zou zijn.

HOOFDSTUK II

MORPHOLOGISCH-ANATOMISCHE OPMERKINGEN

Niettegenstaande de vermeerdering door middel van stekken in den tuinbouw zeer algemeen wordt toegepast, zijn de practici slechts weinig bekend met de plaatsing der daarbij optredende wortels. Men weet, dat over het algemeen de knoopen bevoorrecht zijn, wat de wortelvorming betreft. Men brengt daarom bij het stekken veelal het snijvlak onmiddellijk onder een knoop aan, om op deze wijze den invloed van den wondprikkel en de gunstige plaats te vereenigen. Het is voorts bekend, dat bij het stekken in den grond als regel basale callusvorming aan de wortelvorming voorafgaat en men neemt gewoonlijk aan, dat uit het callus of vlak daarboven zich de wortels ontwikkelen. Indien ook al in vele gevallen dit vrijwel beantwoordt aan de werkelijkheid, het is toch ongetwijfeld te algemeen uitgedrukt en het zegt ons bovendien niets van de bij de vorming der bijwortels waar te nemen regelmatigheden. Wij willen thans nagaan, wat hieromtrent in de botanische literatuur te vinden is.

In onze algemeene inleiding is hierover terloops reeds een en ander vermeld: MALPIGHI heeft in sommige gevallen het verband tusschen de bijwortels en de knoppen waargenomen en de vorming der bijwortels in het verlengde der mergstralen. DUHAMEL DU MONCEAU wist reeds, dat de knoopen bevoorrechte plaatsen zijn, wat de wortelvorming betreft. MEYER nam bij Monocotylen een regelmatige plaatsing der bijwortels in verband met de knoppen waar. MOHL, in de lijn van MALPIGHI's beschouwingen, brengt de vorming der bijwortels in verband met den anatomischen bouw: opstuwing der sappen, ten gevolge van dooreenvlechting der vaatbundels en grootere ophooping van parenchymatisch weefsel in de knoopen; aan de aanwezigheid van groote mergstralen kent hij beteekenis toe voor de bijwortelvorming. TRÉCUL vermeldt, dat in een aantal gevallen de bijwortels tegenover mergstralen optreden, doch dat dit althans bij de kruidachtige gewassen, volstrekt geen algemeene regel is.

Men vindt voor het overige in de botanische literatuur weinig of geen gegevens over het optreden der bijwortels aan stekken; wel echter over de normaliter in de natuur zich ontwikkelende bijwortels. Dat deze bij vele kruidachtige gewassen bij voorkeur

aan de knoopen optreden, kan men bij kruipende stengels van vele kruidachtige planten in de natuur gemakkelijk waarnemen. LEMAIRE (1886) geeft hiervan een groot aantal voorbeelden. Slechts in enkele gevallen vermeldt hij, dat ze bovendien aan de internodiën optreden, zoo b.v. bij *Veronica officinalis* en *Viola palustris*. Ook uit het onderzoek van CLOS (1883) blijkt, dat de adventiefwortels in den regel in de nabijheid der knoopen optreden. Op pag. 234—235 geeft schrijver een overzicht van de „diverses positions des racines caulinaires", waarbij hij de „racines nodales" verdeelt in vier typen („essentiellement nodales, sous-nodales, circa-nodales, sur-nodales ou axillaires") met een groot aantal onderverdeelingen. BEYERINCK (1886) legt eveneens den nadruk op „die so ausserordentlich allgemeine nodale Stellung der Nebenwurzeln". Hij brengt deze echter niet in de eerste plaats in verband met den anatomischen bouw, doch meent ze op physiologische gronden te moeten verklaren. Waar het verband tusschen bladeren en bijwortels duidelijk uitkomt, denkt hij in de eerste plaats aan „Nahrungsreize". Belangrijker echter acht hij „dass zwischen Wurzel- und Knospenbildung eine gegenseitig fördernde Correlation existirt". Bij minstens 21 families van Dicotylen heeft hij dit verband tusschen knoppen en bijwortels opgemerkt: de bijwortels ontsprongen òf aan de basis van den knop zelf òf vlak er onder en er naast in den bladoksel òf direct boven den knop òf op den knoop in de onmiddellijke nabijheid van den knop. „Ein unbekannter Einfluss, welcher von den Seitenknospen ausgeht" is volgens BEYERINCK een der belangrijkste factoren, die de nodale plaatsing der bijwortels veroorzaken.

Wat nu betreft de plaatsing der bijwortels aan houtige stekken, hieromtrent vindt men bij VOECHTING (Organbildung I) een en ander. Zoo vermeldt hij voor *Salix* het optreden van bijwortels „auf beiden Seiten der Achselsprosse" en hij geeft een afbeelding (fig. 2), waar onder en boven den knop en links en rechts daarvan een wortel zichtbaar is. Bovendien worden echter ook andere vermeld, welke op grooteren afstand van den knoop optreden. Bij *Lycium barbarum* ontstaan volgens VOECHTING de wortels eveneens nabij den knoop, en wel in den regel een onder iedere bladinplanting; voorts gewoonlijk een of twee boven de okselspruit. Bij *Ampelopsis hederacea* nam schrijver waar, dat behalve de wortels, die in de onmiddellijke nabijheid van het basale snijvlak optraden, er ook in de omgeving van den knop gevormd werden. „Ihr Ort ist über und unter dem Auge, zu beiden Seiten desselben, und endlich auf gleicher Höhe mit demselben auf der ihm entgegengesetzten Seite des Zweiges." Bij *Sambucus nigra* werden in sommige gevallen alleen basale wortels gevormd;

„in anderen gingen dagegen einzelne, sehr starke aus dem Knoten hervor".

Betreffende de wortelvorming aan afleggers van houtgewassen heb ik in de literatuur niets gevonden. De practici schijnen aan te nemen, dat zij ook hier alleen aan de knoopen ontstaan.

Dat de bijwortels in zeer vele gevallen bij voorkeur aan de knoopen optreden, is dus niet aan twijfel onderhevig. Mijn eigen waarnemingen aan houtige stekken bevestigen dit. Het komt mij voor, dat men de verklaring hiervan in de eerste plaats in den anatomischen bouw van knoop en internodium moet zoeken. PRUNET (1891) heeft een uitgebreid onderzoek betreffende dezen bouw ingesteld, zoowel bij houtachtige als kruidachtige planten. Hij komt hierbij tot de volgende resultaten: Wat het vaatstelsel betreft, is op te merken, dat in de knoopen zeer vaak een toename van de nauwe vaten plaats vindt ten koste van de wijde. In vele gevallen heeft de totale capaciteit van het vaatstelsel een minimum op den knoop, hetzij op het niveau van de bladinplanting, hetzij een weinig daaronder. Deze reductie der capaciteit bedraagt bij de door schrijver genoemde voorbeelden 15 à 40 %, d. w. z. de capaciteit is 85 à 60 % van die in het internodium. Voorts neemt men sterke reductie waar van de mechanische elementen: de verhoute (niet-vasculaire) elementen worden gereduceerd; zeer vaak treedt collenchym in de plaats van het sclerenchym. Vooral echter zijn de knoopen gekenmerkt door een uitbreiding der parenchymatische weefsels, schors, mergstralen en merg. Het schorsparenchym verdikt zich aanmerkelijk, vooral door transversale dilatatie, minder door multiplicatie der elementen; in longitudinale richting zijn zij meestal verkort. De mergstralen nemen vaak toe, vooral in de buurt van de uittredende bladbundels. In het algemeen verbreeden zij zich, hetzij alleen door dilatatie hunner elementen, hetzij door dilatatie en multiplicatie. In sommige gevallen zijn deze in het geheel niet verhout en bestaan zij uit parenchym of collenchym. De foliaire mergstralen hebben elementen, die in het algemeen sterk verlengd zijn in radiale richting en sterk gereduceerd in tangentiale en axiale richting. De wanden kunnen bestaan uit cellulose of ze kunnen verhout zijn; in het laatste geval zijn ze sterk gestippeld.

Door de toename der parenchymatische weefsels en in het bijzonder van de schors, vermeerdert klaarblijkelijk de proportie der actieve elementen en hetzelfde geldt voor de vervanging van de mechanische elementen der vaatbundels door week parenchym. De schorscellen, die zich nabij de bladbundels bevinden, schijnen vooral rijk aan water te zijn. Het zetmeel is overvloediger in

de knoopen dan in de internodiën, vooral ook in de buurt van de bladbundels.

Van de verschillende eigenaardigheden der nodale weefsels is m. i. voor ons hier de uitbreiding der parenchymatische weefsels en vooral ook de toename en verbreeding der mergstralen, gepaard met de radiale verlenging hunner elementen, het belangrijkst. „Toutes ces particularités doivent avoir pour résultat de faciliter les mouvements des liquides entre l'axe et ses appendices". De schrijver denkt hierbij alleen aan knoppen en zijtakken. Niettemin kan het zijn nut hebben, uit het hierover handelende hoofdstuk nog eenige feiten te releveeren: In de omgeving der knoppen is de schors van de as verdikt; de elementen zijn rijk aan protoplasma en aan reservemateriaal. De breede mergstralen, ontstaan door het uittreden van de bladbundels, laten een gemakkelijke communicatie toe tusschen de basis van den knop en het merg van de as. De bladbundel, die aan de basis van dezen mergstraal eindigde, blijft na het afvallen der bladeren bestaan. Deze bundel kan dus naar de basis van den knop een groote hoeveelheid water voeren, waardoor zijn ontwikkeling mogelijk wordt. Ook de reservestoffen, die in den foliairen mergstraal zijn opgehoopt, zullen de ontwikkeling vergemakkelijken.

De groote beteekenis van de mergstralen voor de ontwikkeling der zijorganen blijkt ook duidelijk in het hoofdstuk, dat handelt over de slapende knoppen: Bij een aantal planten kunnen, behalve de gewone, ook extra-axillaire slapende knoppen optreden. Deze ontstaan tegenover de laterale bladbundels. Iedere laterale bladbundel laat eveneens een breeden mergstraal achter zich. Deze wordt tot knopstraal („rayon gemmaire"), wanneer zich aan zijn uiteinde een knop vormt. „Parfois ces bourgeons quoique plus ou moins cachés dans l'écorce étaient complètement formés, d'autres fois ils n'étaient qu'ébauchés, d'autres fois encore on trouvait simplement à l'extrémité du rayon médullaire foliaire un petit amas de cellules corticales plus petites et plus riches en protoplasma que les voisines". Wanneer de knoppen latent blijven, blijft de mergstraal bestaan en verbreedt zich. Wanneer zich geen knoppen vormen of wanneer de bestaande knoppen afsterven, wordt de foliaire mergstraal gaandeweg smaller tot hij den omvang van een gewonen straal heeft aangenomen, of wel, lost zich op in een zeker aantal gewone stralen. De physiologische beteekenis van dezen mergstraal is volgens den schrijver deze: aan zijn basis eindigt een bladspoorbundel, het aanrakingsoppervlak van den straal met het hout is zeer groot. De mergstraal kan dus op een gegeven moment een groote hoeveelheid water naar de knoppen geleiden; bovendien vormen het zetmeel en de andere

voedingsstoffen, die de mergstraal bevat, een speciale reserve, bestemd om het eerst gebruikt te worden, wanneer de knop zich gaat ontwikkelen. — Tot zoover wat de resultaten van het onderzoek van PRUNET betreft.

Het lijkt mij niet twijfelachtig, dat een belangrijke functie der mergstralen bestaat in het transport van water en andere materialen in radiale richting. In den regel worden zij, met de andere parenchymatische elementen van het hout, in hoofdzaak beschouwd als de weefsels, waarin de plant haar reservestoffen bergt. Zoo b.v. spreekt JEFFREY (1917), die in een afzonderlijk hoofdstuk van zijn „Anatomy of woody plants" de mergstralen behandelt (zij het ook hoofdzakelijk van een vergelijkend-anatomisch standpunt), steeds van „storage tissues"; slechts in enkele gevallen — zooals bij *Pinus*, waar de marginale cellen door hun tracheïde karakter en radiale strekking, hun functie al te duidelijk verraden — vermeldt hij terloops ook de andere functie: „They obviously permit the easy movement of water in the radial direction in those woods characterized by their presence". Het spreekt trouwens vanzelf, dat de functies van reserveberging en materiaal-transport nauw verband houden met elkaar.

De transport-functie is vooral door HABERLANDT (1918) naar voren gebracht: „Das Gewebe der Holzmarkstrahlen charakterisiert sich bei weitaus den meisten Holzarten als Leitparenchym; die einzelnen Zellen sind im allgemeinen in radialer Richtung gestreckt, entsprechend der speziellen Aufgabe der Markstrahlen, den Stoffverkehr in radialer Richtung zu vermitteln. Die Zellwände sind gleich denen des Holzparenchyms mehr oder weniger verdickt und verholzt, die Querwände reichlich getüpfelt". Vervolgens vermeldt hij de differentiatie der mergstraalelementen bij Abietineen, vooral *Pinus* (parenchymatische en tracheïde-mergstraalcellen) en bij de Dicotylen, in de „liggende", radiaal gestrekte en „staande" mergstraalcellen, welke laatste de verbinding vormen met de aangrenzende vaten.

Ook ROTHERT (1913) vermeldt: „Sie (die radialgestreckte Form der Zellen) ist der äussere Ausdruck einer besonderen Funktion, welche den Markstrahlen neben der Stoffspeicherung zukommt, das ist die Stoffleitung in radialer Richtung. Die Markstrahlen sind die Bahnen, welche den Bast mit dem Holz verbinden und durch welche die aus den Blättern kommenden und im Bast abwärts steigenden Produkte der Kohlstoffassimilation zu den lebenden Elementen des Holzes gelangen, wo sie als Reserve aufgestapelt werden". Hier is vooral de nadruk gelegd op het transport in centripetale richting. Het spreekt van zelf,

dat voor de vorming der zijorganen het transport in centrifugale richting, naast de reserveopslag-functie, het belangrijkst is.

In de derde plaats maken de mergstralen de gaswisseling mogelijk tusschen het inwendige van het hout en de buitenwereld, in zekeren zin dus eveneens een stoftransport in radiale richting.

Houdt men deze functie der parenchymatische weefsels (in de knoopen) en van de mergstralen (in knoopen en internodiën) in het oog, dan zal het, naar het mij voorkomt, in den regel niet moeilijk zijn, de plaatsing der bijwortels op anatomische gronden reeds grootendeels te verklaren. Voorts valt, wat de laatstgenoemde functie betreft, nog het volgende op te merken: Daar de mergstralen beteekenis hebben voor de gaswisseling van het inwendige der plant met de buitenwereld en de lenticellen de aan de oppervlakte gelegen organen hiervoor zijn, is het te verwachten, dat men in een aantal gevallen ook tusschen de plaatsing der lenticellen en de mergstralen verband zal kunnen vinden. Dit verband tusschen mergstralen, lenticellen en bijwortels trof mij in het bijzonder bij het onderzoek van *Ribes nigrum*, waarbij het zeer duidelijk is. Ik zal daarom het weinige, wat ik in de literatuur hieromtrent gevonden heb, ook in het hoofdstuk over deze plant vermelden (zie bldz. 90).

Ik ga thans over tot de beschrijving van de waarnemingen en proeven betreffende de wortelvorming van eenige houtachtige planten. Daarbij zal ik bij de planten, waar ik in hoofdzaak mee gewerkt heb, een beschrijving laten voorafgaan van de morphologisch-anatomische feiten, voor zoover mij die uit de literatuur en door eigen onderzoek bekend zijn geworden. Ik moet er echter den nadruk op leggen, dat hiermede niet bedoeld is een nauwkeurige morphologisch-anatomische beschrijving der bedoelde stengels, noch van de vorming der bijwortels. Dit toch lag buiten de begrenzing van mijn onderwerp. Bedoeld is alleen een oriënteerend onderzoek, ten einde die gegevens te verkrijgen, die voor het goed begrip der physiologische verschijnselen onmisbaar zijn en ter toetsing van het in het voorafgaande uiteengezette denkbeeld.

HOOFDSTUK III

RIBES NIGRUM

MORPHOLOGISCH-ANATOMISCHE WAARNEMINGEN

De regelmaat in de plaatsing der bijwortels aan internodiën viel mij het eerst op bij eenjarige takken van *Ribes nigrum*. Bij eenige voorloopige proeven met knopdragende stekken bleek het volgende (Pl. I, fig. 1): De eerste wortels traden op nabij den knop en wel even onder den onderrand van het bladsteel-litteeken. Spoedig ontwikkelden zich ook lager geplaatste en het bleek nu, dat men ze kon vereenigen tot drie reeksen. Iedere reeks was feitelijk een dubbelreeks. Op het genoemde litteeken neemt men drie punten waar, kleine litteekens van de drie bladbundels. Onder ieder van deze ontwikkelt zich een dubbelreeks; ter weerszijden van de lijn, die van uit dit puntje evenwijdig aan de as getrokken kan worden, treden eenige wortels op.

Bij deze proeven liepen ook de knoppen krachtig uit; hierdoor werd de indruk gewekt, dat de ontwikkeling dezer wortelreeksen onder het bladlitteeken (wat hun plaatsing betreft) afhankelijk was van den knop. Ik veronderstelde, dat de zich ontwikkelende knop op de weefsels aan de eene zijde van den stengel een prikkel uitoefende (of algemeener uitgedrukt: een eenzijdige toestandsverandering teweegbracht), waardoor de wortelvorming werd bevorderd. Uit de volgende proeven bleek echter, dat deze opvatting niet juist was (zie Hoofdstuk IV). Welke ook de invloed is van den knop op de ontwikkeling der wortels, hun regelmatige plaatsing is geheel onafhankelijk daarvan en is uit den anatomischen bouw alleen reeds geheel te verklaren.

Na hetgeen in het vorige hoofdstuk gezegd is over de beteekenis van de mergstralen voor de ontwikkeling van zijorganen, is het wel reeds onmiddellijk duidelijk, dat de genoemde dubbelreeksen (correspondeerend met de 3 vaatbundellitteekens) in verband moeten staan met 3 paren van mergstralen. Dit blijkt bij onderzoek ook het geval te zijn. Verder kunnen we, als de wortels juist doorkomen, opmerken, dat ze als regel door de lenticellen naar buiten treden. Beschouwen wij nu een eenjarigen tak van *Ribes nigrum*, waaraan de lenticellen goed ontwikkeld zijn, dan zien wij, dat ook de lenticellen in overlangsche reeksen

geplaatst zijn en dat deze — hier meer, daar minder duidelijk — beantwoorden aan het volgende schema [1]): Onder ieder bladlitteeken vindt men zes reeksen, eveneens terug te brengen tot drie dubbelreeksen, correspondeerend met de drie vaatbundellitteekens. Vervolgt men deze reeksen naar beneden, dan ziet men, dat de rechter dubbelreeks eindigt bij de verdikking, waarop het eerste naar onderen volgende blad zich bevond. De middelste dubbelreeks kan men in den regel vervolgen tot de verdikking van het tweede naar onderen volgende blad. De linker dubbelreeks kan men gewoonlijk ook over twee internodiën vervolgen. Zij eindigt ongeveer boven den knop, die als tweede naar onderen volgt. Deze regelmatige rangschikking t. o. van de vaatbundellitteekens wijst er op, dat ook de plaatsing der lenticellen verband houdt met den primairen bouw van den stengel. Inderdaad blijkt bij onderzoek, dat ook de lenticellen geplaatst zijn tegenover dezelfde paren van mergstralen als boven vermeld voor de dubbelreeksen der wortels.

Maken wij een doorsnede door een eenjarigen tak en bezien deze bij een zwakke vergrooting, b.v. 8 maal (Pl. II, fig. 2 en 3), dan merken we op, dat men den geheelen houtcylinder kan verdeelen in een aantal wigvormige stukken. HANSTEIN (1858) heeft aangetoond, dat bij zeer vele (alle?) Dicotyledonen de houtcylinder wordt opgebouwd uit een aantal „Primordiaalbundels", die met de bladspoorbundels identiek zijn en uit cambiumstrengen ontstaan, welke tegelijk met den gemeenschappelijken cambiumcylinder uit het topmeristeem gevormd worden. De op deze wijze gevormde houtsectoren kan men door een aantal internodiën omlaag volgen; zij nemen naar onderen, naarmate zij door andere vervangen worden, aan dikte af.

Aan onze doorsneden kunnen we nu, bij vergelijking met het door HANSTEIN [2]) gegeven schema (Taf. XVI, fig. 20) het volgende opmerken: de bundels, behoorend bij blad I zijn duidelijk waarneembaar: IL, IM, IR. Ook die, welke bij het één hooger geplaatste blad II behooren: IIL, IIM en IIR. De houtsectoren,

---

[1]) De volgende beschrijving geldt voor takken, waarbij de bladspiraal rechtsdraaiend is. In den regel schijnt dit het geval te zijn. Ik vond echter ook eenige takken, waarbij deze tegensteld gericht is. Voor zulke takken moet natuurlijk in de beschrijving rechts en links verwisseld worden.

[2]) De figuur van HANSTEIN heeft betrekking op een tweejarigen tak. In de Fransche bewerking van het artikel (Ann. d. Sc. nat. Sér. IV, T. VIII), die blijkbaar een jaar vroeger verschenen is (1857) dan het Duitsche artikel, vindt men dezelfde figuur op Pl. I, fig. 10. De aanduiding der verschillende sectoren stemt echter in beide figuren niet volkomen overeen. Het komt me voor, dat er in beide een paar kleine fouten zijn gemaakt.

die met deze zes bundels correspondeeren, teekenen zich in den regel, door de breedte van de hun begrenzende mergstralen duidelijk af. De rest van den houtcylinder is opgebouwd uit de sectoren III, IV enz.; IIIL, IIIM en IIIR zijn min of meer duidelijk waarneembaar, terwijl men voorts bij een nauwkeurige analyse, ook wel sectoren IV en V nog kan onderscheiden. Voor ons doel is dit echter overbodig.

Beschouwen we nu de plaatsing der lenticellen nader, dan blijkt dus, dat de reeksen zich bevinden tegenover die gedeelten der mergstralen (feitelijk: mergstraalreeksen), die het dichtst bij hun begin (in den knoop) gelegen zijn en wel — van iedere groep van drie — bij R over één, bij M en L over twee internodiën. Op deze wijze verdeelen de lenticellen zich vrij gelijkmatig over het geheele cylinderoppervlak. Op een doorsnede door het internodium vinden we dus tien reeksen, tamelijk gelijkmatig over den cirkelomtrek verdeeld: I R, I M, I L, II M en II R (telkens l en r); II R daarentegen ligt in de onmiddellijke nabijheid van I L, hier vinden we dan ook geen lenticellenreeksen, doch de reeks I L bevindt zich ongeveer in het verlengde van II R.

Het voorkomen van deze lenticellen tegenover de mergstralen vindt zijn verklaring in het feit, dat we reeds terloops aan het eind van het vorige hoofdstuk vermeldden. Zooals RUSSOW en KLEBAHN hebben aangetoond, vervullen de mergstralen ook een belangrijke rol bij de ventilatie („Durchlüftung") van het houtweefsel. Tusschen de reeksen van mergstraalcellen en de aangrenzende houtelementen bevinden zich radiale spleten, die weder met longitudinale kanalen in verband staan. Op deze wijze komt een systeem van intercellulairen tot stand, dat, door cambium en schors heenloopend, de ademhaling der levende cellen in het inwendige mogelijk maakt. Het kan ons derhalve niet verwonderen, dat we de reeksen der lenticellen tegenover de mergstralen aantreffen. Het samengaan, wat de plaatsing betreft, van lenticellen en bijwortels vindt derhalve een eenvoudige verklaring in het verband, waarin beide staan tot den mergstraal en het is duidelijk waarom we hier zoo vaak den wortel uit een lenticel zien te voorschijn komen. Indien DE CANDOLLE zijn theorie (lenticellen = wortelknoppen, zie pag. 14) op *Ribes nigrum* gebaseerd had, in plaats van op *Salix*, zou zij ongetwijfeld meer schijn van waarheid gehad hebben.

Maken wij, beginnend onder het bladlitteeken en vandaar omlaag gaande, een aantal doorsneden door een eenjarigen tak, dan zien we, dat het beeld, en in het bijzonder de configuratie der mergstralen voortdurend verandert. Dit blijkt reeds bij vergelijking van fig. 2 en fig. 3; de laatste doorsnede is ± 7 m.M.

lager genomen dan de eerste, in éénzelfde internodium. Weliswaar zijn vooral de mergstralen I in den regel het duidelijkst zichtbaar en ook de stralen II gewoonlijk wel te onderscheiden, doch men merkt toch op, dat nu eens deze, dan eens gene mergstraal duidelijker zichtbaar wordt en dat ook andere tusschengelegen stralen (en ook wel stralen binnen de genoemde houtsoorten) zich soms duidelijk afteekenen. Wij hebben hier dan ook niet te doen met door het internodium continu doorloopende mergstralen, doch met reeksen. Men kan zich door de beschouwing van tangentiale doorsneden, ook zonder minutieus onderzoek op de volgende wijze een goede voorstelling vormen van den bouw: Men snijdt een sector uit het internodium, b.v. door het hout op eenigen afstand van I M r en I M l te splijten. Hiervan maakt men nu, te beginnen aan den buitenkant tangentiale doorsneden. Men neemt dan aan de peripherie van het hout een reeks van boven elkaar geplaatste mergstralen waar; zij zijn ongelijk van hoogte en door scheef geplaatste vezels van elkaar gescheiden. Naar binnen toe worden de onderbrekingen steeds kleiner, zoodat de afzonderlijke mergstralen zich gaan vereenigen tot grootere, door het internodium zich over groote lengte uitstrekkende, mergstralen. Men kan ook van zulk een sector, beginnend bij het merg, in tangentiale richting dunne schijfjes verwijderen en telkens het snijvlak, na bevochtiging met chloorzinkjodium met een loupe beschouwen. Men ziet dan, dat de beide primaire mergstralen, die van onderen naar boven door het internodium verloopen, aanvankelijk (d. w. z. dicht bij het merg) bijna ononderbroken doorloopen. Men ziet ze als twee zwarte doorloopende lijnen zich afteekenen en zij onderscheiden zich daardoor van de lagere secundaire mergstralen, die er tusschen geplaatst zijn. Verwijdert men zich van het merg dan treden er meer en meer onderbrekingen op, waardoor de mergstraal zich oplost in een reeks van mergstralen, van ongelijke hoogte, die door hun plaatsing op één lijn, nog duidelijk hun samenhang verraden. Wij hebben hier derhalve iets dergelijks als in de opeenvolgende jaarringen van verschillende boomen optreedt, zooals o. a. door ZIJLSTRA (1909) beschreven werd voor den beuk.

Bovendien kunnen we echter opmerken, dat de reeks van mergstralen in het bovendeel van het internodium wat duidelijker zichtbaar is dan in het onderste, waar blijkbaar de onderbrekingen reeds van meer beteekenis worden.

Het is na het voorafgaande duidelijk, dat,wanneer wij een reeks van dwarse doorsneden maken nu eens deze, dan weer andere mergstralen zich het duidelijkst afteekenen. Doen wij dit bij een takje met goed ontwikkelde lenticellen en bezien we telkens het

snijvlak, dan blijkt, dat steeds wanneer aan het buitenoppervlak een lenticel getroffen is, ook een mergstraal, die zich daar tegenover bevindt, zich als een breede witte streep afteekent.

Wij zien dus, dat zoowel de bijwortels als de lenticellen, wat hun plaatsing betreft, in nauw verband staan met de mergstraalreeksen, welke als de voortzetting der primaire mergstralen te beschouwen zijn. Zeer duidelijk wordt dit verband ook wanneer men als volgt te werk gaat: In sommige gevallen laat zich de bast gemakkelijk van het hout verwijderen. Dit was b.v. het geval bij eenige dikke eenjarige takken met goed ontwikkelde lenticellen, welke in November afgesneden waren en gedurende een dag met de basis in water hadden gestaan. Verwijderen wij van een dg. tak, nadat we b.v. $^1/_2$ c.M. onder het bladlitteeken een doorsnede gemaakt hebben, voorzichtig den bast, dan kan men een paar flauwe overlangsche groeven waarnemen, in de lengterichting over den houtcylinder verloopend. Het blijkt, dat deze correspondeeren met de reeksen der lenticellen (op de weggenomen schors) en tevens met de genoemde mergstraalreeksen op de dwarse doorsnede. Voorts neemt men dan hier en daar in deze groeven met een loupe zeer duidelijk kleine kleurlooze knopjes waar, waarvan de grootste juist met het bloote oog zichtbaar zijn. Het bleek mij, dat deze knopjes te beschouwen zijn als wortelbeginsels. Bij het snijden met een scheermes kan men ze licht over 't hoofd zien. Maakt men echter met het microtoom een geheele serie doorsneden door een stuk van een internodium, dan vindt men ze steeds. Hun plaatsing tegenover een der mergstralen (meestal van de reeksen I of II), waar deze zich het breedst voordoet (fig. 2) en anderzijds het verband met een lenticel (fig. 4) wordt dan duidelijk.

Wij kunnen deze waarnemingen aldus samenvatten: Bij *Ribes nigrum* staan zoowel de lenticellen als de wortelbeginsels in nauw verband met het mergstraalsysteem. In ieder internodium zijn die reeksen van mergstralen het krachtigst ontwikkeld, die af te leiden zijn van de mergverbindingen tusschen de vaatbundels behoorend bij het blad, hetwelk aan het boveneind van dit internodium geplaatst is (hier aangeduid als „mergstralen I"). Deze mergstralen vormen naar het centrum toe een samenhangend geheel en staan hier in verband met het merg. Het is duidelijk, waarom de lenticellen, wier functie is de gaswisseling der levende elementen mogelijk te maken, in verband staan met de mergstralen. De wortelbeginsels zien wij juist daar geplaatst, waar een snelle toevoer van voedingsstoffen uit een uitgebreid systeem van reservestoffen-bevattend weefsel verzekerd is.

Wij willen thans de wortelbeginsels en hun plaatsing nog wat nauwkeuriger beschouwen.

Daar waar een mergstraal het cambium doorsnijdt en in den bast overgaat, vindt men een groepje (op dwarse doorsnede gezien, feitelijk dus een lijst) van cellen; deze zijn rijk aan protoplasma en hebben blijkbaar tot taak de voortzetting van den mergstraal in radiale richting gedurende den diktegroei van den tak. Deze groepjes zijn verschillend van omvang al naar de grootte van den mergstraal. De cellen waaruit zij bestaan, hebben echter geen volkomen meristematisch karakter; de celwanden hebben in den regel de dikte van de gewone parenchymcellen en intercellulairen zijn vaak waar te nemen. Treft echter de doorsnede een der genoemde knopjes, dan blijkt onmiddellijk, dat we hier met wat anders te doen hebben: In hun meest typischen vorm (fig. 4) zijn dit celgroepen, die zich op dwarse doorsnede eenigszins afgerond driehoekig voordoen. De grootste, die ik vond, waren in tangentiale richting gemeten bijna $^1/_2$ m.M.; in radiale richting (en voor zoover ik dit uit de seriesneden kan opmaken) ook in longitudinale richting, zijn zij gewoonlijk wat kleiner. De kleinste hebben aanmerkelijk geringere afmetingen (Pl. III, fig. 6 en 8).

De cellen, waaruit deze groepjes bestaan, hebben een meer embryonaal karakter. Zij zijn geheel gevuld met een korrelige protoplasmamassa, waarin de kernen duidelijk waarneembaar zijn. De celwanden zijn dun en intercellulairen ontbreken. De cellen zijn min of meer regelmatig geplaatst; vooral de grootere wortelbeginsels vertoonen vaak aan de peripherie eenige concentrische lagen (fig. 4). Het geheel is dus klaarblijkelijk een meristematisch weefselknopje, geplaatst in het verlengde van een mergstraal, daar waar deze zijn grootsten omvang heeft. Voorts vallen in den mergstraal, daar waar zich dit knopje bevindt, dikwijls sterk verdikte, gestippelde cellen op, die het karakter van korte tracheïden bezitten en die ongetwijfeld ook een snellen aanvoer van water uit het hout naar de zich ontwikkelenden wortel mogelijk maken.

Ten einde de ligging der wortelbeginsels en hun verband met de mergstralen nauwkeuriger na te gaan, werden deelen van internodiën met het microtoom in series gesneden, de ligging der wortelbeginsels bepaald en ten slotte in een overzichtsteekening vereenigd.

In de eerste plaats werd zoo van een eenjarigen tak, ongeveer 1 c.M. dik, een stuk van $\pm$ 2 c.M., onmiddellijk onder den knop gelegen in 900 coupes gesneden. Fig. 5 geeft een schematisch overzicht van deze serie. De stengeldoorsnede met de meest op de

voorgrondtredende mergstralen is boven geplaatst en het oppervlak uitgerold gedacht, zoodat de ligging der wortelbeginsels t. o. van deze mergstralen onmiddellijk zichtbaar is. De mergstraalparen, aangeduid met I L, I M, I R, zijn die, welke de houtsegmenten begrenzen, correspondeerend met de bladbundels van het eerste blad (in apicale richting). Deze mergstralen eindigen derhalve, indien wij ze omhoog zouden volgen, in den eersten knoop, dien wij bereiken. De aanduidingen der mergstralen II zijn verder wel dan vanzelf sprekend.

Uit de figuur is onmiddellijk zichtbaar, dat we de groote meerderheid der wortelbeginsels bij de mergstralen I vinden en wel 16, aldus verdeeld:

I L: 5 (2 + 3); I M: 5 (0 + 5); I R: 6 (3 + 3). Opvallend is hierbij, dat bij I M 1 geen enkel wortelbeginsel werd aangetroffen. Dit is voor zoover ik kan nagaan uitzondering; het schijnt in verband te staan met de geringe uitbreiding, die dit mergstraalcomplex hier heeft. In de verschillende coupes van deze serie was dit complex in den regel zeer onduidelijk zichtbaar.

Zes vinden we er bij de mergstralen II, aldus verdeeld: II L: 3 (2 + 1); II M: 2 (2 + 0); II R: (1 + 0); en voorts nog een zeer kleine (N°. 2) op een mergstraal tusschen I M en I L.

Uit deze vergelijking van de mergstralen I en II blijkt reeds, dat het aantal wortelbeginsels afneemt, wanneer men de mergstralen naar omlaag volgt. Beschouwen wij de mergstralen I op zich zelf, dan is daarvan weliswaar weinig te bemerken. Toch is de bovenste c.M. iets rijker er aan dan de onderste; op de laatste vinden we er 7, op de eerste 9, die bovendien nog duidelijk zijn opgehoopt aan het bovendeel.

Wat de grootte der wortelbeginsels betreft (zie fig. 6), hieromtrent is op te merken, dat zij in dit geval weinig in grootte uiteen loopen. Alleen zijn n°. 2, n°. 7 en n°. 20 opvallend klein; hiervan liggen n°. 7 en n°. 20 bij mergstralen II en n°. 2 op een straal van verder verwijderden oorsprong. N°. 12 en 15 zijn echter ook goed ontwikkelde wortelbeginsels.

Daar het bewerken van een geheel internodium zeer tijdroovend is en mij, in verband met physiologische waarnemingen, in het bijzonder het verschil tusschen het apicale en het basale deel van het internodium interesseerde, werd vervolgens van een internodium, dat ± 4 c.M. lang was de bovenste en de onderste centimeter ieder in coupes van 4 micron gesneden; (een eenjarig takje, ± 8 m.M. dik). Een vergelijking van de beide stukken (zie fig. 7) toont: Het bovenste stuk bevat meer wortelbeginsels; we tellen er hier 11 tegen 7 op het onderste stuk. Voorts is aan het boveneind een sterke ophooping waar te nemen. Wij vinden er

9 op den bovensten halve-centimeter. In het onderste stuk zien we, dat de onderste halve centimeter bijna geheel vrij is van wortelbeginsels. Wij vinden hier alleen een paar zeer kleine (N°. 17 en 18). Een vergelijking van de figuren, waar de wortelbeginsels op hun grootste doorsnede zijn geteekend (fig. 8), toont met één oogopslag den grooteren rijkdom van de bovenste c.M. Wel zien wij hier veel meer variatie in vorm en grootte dan bij het vorige geval; 2,3 en 6 in een groepje bijeen, zijn alle zeer klein. Trouwens aan deze geheele zijde zijn de wortelbeginsels klein (N°. 2, 3, 6, 11, 14, 17 en 18).

Verreweg de meeste beginsels vinden we bij de mergstralen I in de bovenste c.M., 9 van de 11, in de onderste 4 van de 7. De vergelijking van het bovenste en het onderste stuk van het internodium toont dus in dit geval den grooteren rijkdom aan wortelbeginsels van het bovenste stuk, de ophooping daarvan naar den top toe en voorts het feit, dat de mergstraalreeksen in het tweede internodium, dat zij doorloopen, reeds aanmerkelijk armer zijn aan wortelbeginsels dan in het eerste.

Op dezelfde wijze werd van een internodium, $\pm$ 5 c.M. lang en $\pm$ 1 c.M. dik, de bovenste en de onderste c.M. vergeleken. Hier telden we in de bovenste 11, in de onderste 5 wortelbeginsels. Sterk ontwikkelde beginsels (zooals n°. 3, 5, 6 en 10 uit de bovenste c.M.) vond ik in 't onderste gedeelte niet. Dat dit echter geen vaste regel is blijkt uit hetgeen volgt:

Ten slotte werd een geheel internodium, bijna 3 c.M. lang en 1 c.M. dik met het microtoom gesneden. Fig. 9 en 10 toonen hiervan samenvattend het resultaat. Ik vond hier 36 wortelbeginsels; verreweg de meeste (29) bij de stralen I, 5 bij de stralen II en 1 (N°. 15) bij den straal III M., terwijl N°. 17 (een van de kleinste) zich bevindt bij een tusschengelegen mergstraal.

Gaan wij de verspreiding na in longitudinale richting dan vinden wij:

Stengel verdeeld:

in c.M.	in halve c.M.
17	9
	8
10	7
	3
9	6
	3

De aanmerkelijk grootere rijkdom van de bovenste c.M. blijkt ook uit de figuren. Tusschen de tweede en de derde c.M. is echter

geen verschil waar te nemen. Wel blijkt ook hier over 't geheel (evenals dit bij de vorige gevallen al op te merken was) dat naar onderen toe de sterk verbreede beginsels meer en meer verdwijnen en plaats maken voor kolfvormige (zooals 19 en 20, die bij stralen II liggen) en 30,32 en 33, die op het onderste deel van stralen I zich bevinden. Een uitzondering maken hier echter de drie onderste (N°. 34, 35 en 36) die juist weer tot de sterkst ontwikkelde behooren.

Ik heb vervolgens nog van vier internodiën, van verschillende takken, den ondersten centimeter in aaneengesloten serie gesneden en bij geen van alle vond ik onderaan dergelijke groote wortelbeginsels; bij één vond ik geheel boven aan in dit stuk er een van de grootte van n°. 24 (fig. 10) en daaronder nog 4 kleinere van de grootte en den vorm van n°. 30 en 32. Ik meen hieruit te mogen afleiden, dat groote wortelbeginsels, zooals wij die aan het boveneind van het internodium als regel aantreffen, aan het onderste gedeelte slechts bij uitzondering optreden. Wij komen dus ten slotte tot deze voorstelling: De wortelbeginsels zijn het talrijkst en over het geheel genomen ook het krachtigst ontwikkeld bij het begin der mergstralen (gerekend van af den knoop); wij vinden ze dientengevolge in ieder internodium het talrijkst en sterkst aan de zijde waar het blad zich bevindt en bovendien het dichtst opeen geplaatst aan het boveneind van het internodium.

Nadat mij de samenhang tusschen mergstralen, lenticellen en bijwortels bij *Ribes nigrum* duidelijk was geworden, heb ik de literatuur hierop doorgezocht.

Het weinige wat ik vond, wil ik aan het slot van dit hoofdstuk vermelden:

D'ARBAUMONT (1878) nam waar, dat bij stekken van *Cissus quinquefolia* de wortels vaak uit de lenticellen voor den dag kwamen en heeft nog eens nagegaan of er verband bestond tusschen beide organen. „J'ai reconnu que les racines adventives de mes boutures naissent indifféremment sur tous les points de la tige, mais toutefois avec une tendance marquée à profiter des lenticelles, comme d'un passage plus facile ou, qu'on me passe le mot, d'une porte de sortie plus commode, pour s'échapper au dehors,.....".

JAENSCH (1884) beschrijft bij *Herminiera Elaphroxylon* in het oudere hout tweëerlei mergstralen (alle primair): kleine, alleen uit parenchym en groote, samengestelde, uit parenchym en vaten bestaande: „Die zusammengesetzten Markstrahlen weisen noch eine weitere Merkwürdigkeit auf: sie stehen mit den Lentizellen

in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältnisse. Jede Pflanze besitzt genau so viel Lentizellen, wie sie zusammengesetzte Markstrahlen hat; denkt man sich die letzteren in die Rinde hinein verlängert, so wird jeder nach aussen hin von einer Lentizelle abgeschlossen".

KLEBAHN (1891) heeft eveneens het regelmatige samengaan van mergstraal en lenticel bij de eerstgenoemde plant waargenomen. Bovendien echter heeft hij hier wortelbeginsels opgemerkt in de schors gelegen „über dem Markstrahl und unter der Lenticelle". Dit herinnert hem aan den toestand bij *Solanum dulcamara*. Men zou bij „oppervlakkige beschouwing van deze laatste tot DE CANDOLLE's opvatting terug kunnen komen". Aan de onderste stengeldeelen ligt onder iedere lenticel een „wortelvegetatiepunt" en wel regelmatig, ook bij stengels, die ver van den bodem gegroeid zijn. Deze vegetatiepunten zijn reeds ver ontwikkeld, zoodat de lenticellen er door „vorgewölbt" worden.

Het verband tusschen de plaatsing der lenticellen en de mergstralen, afgezien dus van de aanwezigheid van wortelbeginsels, ligt buiten de begrenzing van ons onderwerp. Het komt mij voor, dat een hernieuwd en uitgebreid onderzoek betreffende dit punt niet zonder resultaat zou blijven. Ik wil hier alleen vermelden, dat STAHL in 1873 hieromtrent reeds de volgende opmerking maakte: „Ausser der Dickwandigkeit ihrer Füllzellen sind die secundären Lentizellen von *Platanus* noch besonders durch ihre Lage über den Rindenstrahlen bemerkenswerth, welcher Umstand, obwohl in weniger auffallender Weise, sich auch bei anderen Gewächsen zeigt".

DEVAUX (1900) geeft ook een uitvoerig hoofdstuk over de „Distribution des lenticelles sur la tige". Hij merkt op, dat de nodale streek bijna altijd onder de bladinplanting rijker is aan lenticellen, dan daar boven. Dit blijkt vooral, wanneer men alleen de zijden beschouwt, waar het blad is ingeplant. Schrijver geeft voor een aantal planten cijfers, in een schema; voor *Ribes rubrum* b.v.:

aantal boven	aantal boven
3.8	1.8
	→ bladinplanting
aantal onder	aantal onder
3	8.6

(De getallen per c.M².)

Hij zegt hieromtrent: „Nous avons certainement ici un exemple très net de répartition primitive, en rapport avec des différences internes, déterminés par la feuille". Alleen *Berberis vulgaris* maakte (van de onderzochte planten) een uitzondering. Schrijver

brengt dit in verband met het feit, dat de bladeren hier geaborteerd zijn (veranderd in stekels). De bladeren bevorderen dus de ontwikkeling der lenticellen. Bij *Ribes* b.v. heeft hij opgemerkt: „pour les lenticelles situées au dessous de la feuille une taille beaucoup plus grande et même une porosité plus considérable". Resumeerend zegt hij: „Il existe donc aux noeds, spécialement au-dessous de la feuille, des conditions internes persistantes, qui ont dès le début une grande influence sur le développement lenticellulaire, quelle que soit l'origine des lenticelles". Merkwaardigerwijze heeft de schrijver de verklaring van dit feit niet in den anatomischen bouw gezocht. In verband met een door hem opgestelde theorie betreffende de beteekenis der lenticellen (hun hoofdfunctie zou zijn de transpiratieregeling van den tak) tracht hij ook een physiologische verklaring te geven voor de verspreiding der lenticellen. Dit alles is echter vrij vaag. Ook de knop „semble avoir son influence propre". Voorts komt ook het verband ter sprake tusschen bijwortels en lenticellen: „Lorsque, du reste, il se forme des racines sur la tige, normales au adventives, on rencontre souvent aussi des lenticelles au point d'insertion". Behalve de reeds bekende (als *Solanum dulcamara* en *Herminiera Elaphroxylon*) somt hij hiervan een tiental voorbeelden op. Hij vermeldt ook iets van het optreden der lenticellen „en séries régulières", wat eveneens niet zeer duidelijk is en waarbij evenmin het verband met de mergstralen ter sprake komt. Op dit verband wordt op pag. 79 slechts zeer terloops gewezen. Voor het overige moet ik naar het zeer breedvoerige en theoretische artikel verwijzen.

Ten slotte zij hier vermeld, dat KLEBAHN (1883) heeft aangetoond, dat bij een aantal planten zonder lenticellen eveneens mergstraal-intercellulairen voorkwamen en dat deze de functie der lenticellen overnemen. *(Vitis riparia, V. vulpina, Clematis Vitalba* e. a.)

HOOFDSTUK IV

RIBES NIGRUM

PHYSIOLOGISCHE WAARNEMINGEN

Ribes nigrum is voor de bestudeering der bijwortelvorming een zeer dankbaar object.

Bij de eerste proef bleek onmiddellijk de zeer regelmatige plaatsing der bijwortels, in het vorige hoofdstuk beschreven. Tevens viel op te merken, dat de zich ontwikkelende knoppen de wortelvorming sterk bevorderen, in het bijzonder aan het onmiddellijk naar onderen aangrenzende internodium.

Beschouwen wij de op fig. 1 afgebeelde stekken nader, dan zien we, dat de wortels zich vrijwel alleen sterk ontwikkeld hebben onder die knoppen, die sterk uitgeloopen zijn. Dit uitloopen der knoppen heeft tijdens de proef plaats gevonden en hand in hand daarmede zijn de wortels onmiddellijk er onder opgetreden. Zoo zien we bij *a* de wortels in hoofdzaak onder de drie bovenste knoppen; bij *b* onder den eenigen knop, die sterk uitgeloopen is, ongeveer in het midden; voorts één wortel onder den basalen knop, welke eveneens groei vertoont. Ook bij *c* en *d* is het genoemde verband duidelijk waar te nemen. Van polariteit (verticibasaliteit), in dien zin, dat de wortelvorming aan de basis het sterkst zou zijn en naar den top toe zou afnemen, was hier niets te bemerken. Ik meende dan ook uit deze waarnemingen af te moeten leiden, dat bij deze eenjarige stekken van *Ribes nigrum*, de vorming der bijwortels niet beheerscht wordt door den polariteitsregel, daarentegen in hooge mate afhankelijk is van de ontwikkeling der knoppen.

Intusschen bleek spoedig, dat de hier gebruikte proefinrichting — de stekken bevonden zich geheel in een zeer vochtig milieu, doch met de ondereinden ± 4 à 6 c.M. in vloeibaar water — geen juist beeld gaf. Ik heb daarom eenige andere proeven ingesteld, ten einde nader te onderzoeken:

1. de polariteit;
2. den invloed van den knop; hierbij was o. a. na te gaan:

Is de invloed van den knop beperkt tot het aangrenzende internodium of strekt hij zich over de geheele stek uit?

Wordt de waargenomen invloed alleen door den zich ontwikkelenden knop uitgeoefend of heeft ook de aanwezigheid van

den knop op zich zelf, ook bij totale onderdrukking van zijn ontwikkeling, invloed op het uitgroeien der bijwortels?

Van de experimenten, die ter beantwoording dezer vragen werden ingesteld, zijn er eenige als geheel of ten deele mislukt te beschouwen, doordat of het materiaal of de opzet van de proef minder geschikt bleken te zijn. Ik zal daarom in hoofdzaak alleen datgene vermelden, wat m. i. eenige positieve beteekenis heeft. Het zal daarbij blijken, dat de resultaten op sommige punten nog niet als geheel vaststaand te beschouwen zijn. In het bijzonder geldt dit voor de laatste van de boven gestelde vragen.

Tweede proef met eenjarige stekken van *Ribes nigrum*.

Stekken van ± 20 c.M. lang werden opgehangen in glazen cylinders, op welker bodem zich water bevond en waarbij strooken filtreerpapier langs de wanden waren aangebracht. De cylinders werden van boven bedekt met een glazen plaat, waarbij slechts een kleine spleet werd opengelaten. Zoodoende bevonden de stekken zich in zeer vochtig milieu, echter niet met de basis in het water.

De proef werd 15 Februari ingezet; de cylinders geplaatst bij kamertemperatuur, in zwak diffuus licht.

Het waren de volgende 15 groepen:

1. alle knoppen intact;
2. „ „ verwijderd;
3. „ „ ingegipst;
4. „ „ verwijderd, behalve een of twee aan het topgedeelte;
5. als 4, doch de resteerende knoppen ingegipst;
6. alle knoppen verwijderd, behalve een of twee aan het basale deel;
7. als 6, doch de knoppen ingegipst.
   (De groepen 1—7 werden verticaal in normalen stand opgehangen.)
8. als 4, doch verticaal invers opgehangen;
9. „ 5, „ „ „ „ ;
10. „ 6, „ „ „ „ ;
11. „ 7, „ „ „ „ ;
12. alle knoppen verwijderd behalve twee, ongeveer in het midden;

13. als 12, doch de knoppen ingegipst;
(De groepen 12 en 13 verticaal in normalen stand opgehangen.)
14. als 12, doch invers opgehangen;
15. „ 13, „ „ „

Iedere groep bestond uit 4 exemplaren, behalve groep 3, waarvan het dubbele aantal genomen werd (wegens grootere mislukkingskans). Er werd voor gezorgd, dat het gebruikte materiaal in de verschillende groepen zooveel mogelijk overeenstemde.

Na verloop van 10 dagen was het volgende waar te nemen:

Bij verschillende groepen is reeds wortelvorming zichtbaar; over het geheel zijn de stekken, waarvan de knoppen verwijderd of ingegipst zijn, achtergebleven bij de andere: groep 2, 3, 13, en 15 vertoonen nog niets; zelfs nog geen opzwellingen (als eerste uitwendig zichtbare aanduiding van wortelvorming); daarentegen is in elk van de groepen 9, 11 en 15 bij één stek begin van wortelvorming bemerkbaar. Het ingipsen en vooral het verwijderen van alle knoppen belemmert dus de wortelvorming. Verder komt bij deze proefinrichting wel degelijk polariteit tot uiting: Bij die stekken, waar wortels optreden vinden we deze òf alleen aan het basale internodium, òf op dit lid het krachtigst ontwikkeld. Dit geldt ook voor groep 4; bij 2 van de 4 stekken zijn de beide (apicale knoppen) aan het uitbotten; toch zijn ook hier alleen aan het onderste internodium talrijke opzwellingen zichtbaar en wel uitsluitend aan de zijde van den (weggenomen) ondersten knop. De wortelvorming wordt echter niet regelmatig minder van de basis omhooggaande: de polariteit uit zich meer als een verschil tusschen de verschillende internodiën, in dien zin, dat de basale internodiën meer neiging vertoonen tot wortelvorming dan de apicale. In ieder internodium op zich zelf is geen polariteit waar te nemen, ook niet in het meest basale.

Deze resultaten zijn dus schijnbaar in tegenspraak met die van de eerst vermelde proef, zoowel ten opzichte der polariteit, als wat betreft den invloed der knoppen, die daar beperkt scheen tot het onmiddellijk aangrenzende internodium. De verklaring hiervan is te zoeken in de verschillende proefinrichting. Duidelijk bleek dit uit het volgende: Op 15 Februari waren ook een aantal stekken met de ondereinden in water geplaatst. De ontwikkeling der knoppen werd daardoor sterk bevorderd, vooral de bovenste liepen krachtig uit; daarentegen werd de wortelvorming aan de basis vertraagd, zeer waarschijnlijk in de eerste plaats door zuurstofgebrek. Terwijl reeds verschillende van de stekken, die zich geheel in vochtige lucht bevonden wortelvorming vertoonden,

waren er bij geen van de laatstgenoemden onder water wortels opgetreden.

Wel waren bij sommige dezer stekken, niettegenstaande ze zich met de boveneinden in de betrekkelijk droge lucht van het lokaal bevonden, onder den bovensten knop (nu tot een kleine spruit ontwikkeld) een of meer opzwellingen, als begin van wortelvorming, zichtbaar.

Deze resultaten vertoonden dus veel overeenstemming met dat, wat KUESTER waarnam bij *Ribes aureum* (zie Hoofdstuk I, p. 54). Alleen moet opgemerkt worden, dat bij onze waarnemingen, behalve de invloed van het milieu, ook die van de knoppen onmiskenbaar was. KUESTER spreekt alleen van den invloed van de zuurstof, die door het apicale snijvlak binnendringt en schijnt den invloed van de knoppen niet opgemerkt te hebben. Hij vermeldt alleen, dat, „an dem nämlichen Ende des Stecklings Wurzeln und neue Triebe sich vereinigt fanden". Een nader onderzoek zou moeten uitmaken of de verschijnselen bij *Ribes aureum* al of niet met die bij *Ribes nigrum* in hoofdzaak overeenstemmen.

Bij onze eerste proef, waarbij bovendien de geheele stek zich in vochtig milieu bevond, werkten dus twee factoren samen om de polariteit te bedekken: de vertraging van de ontwikkeling der wortels aan de basis en de versnelling daarvan aan de apicale internodiën, onder invloed van de krachtig zich ontwikkelende apicale knoppen. Wanneer we echter, zooals bij de tweede proef het geval was, de geheele stek aan dezelfde voorwaarden onderwerpen, komt de polariteit wel tot uiting. De stand, normaal of invers, is hierbij van geen beteekenis.

Wat verder de invloed van den knop betreft op de ontwikkeling der wortels, valt het volgende op te merken: De zeer regelmatige plaatsing der bijwortels, in drie dubbelreeksen onder de krachtig uitloopende knoppen, gaf (in de eerste proef, zie fig. 1) den indruk, dat ook deze plaatsing beheerscht werd door den knop aan het boveneind van het internodium en dat de invloed van dezen knop beperkt was tot het onmiddellijk naar onderen aangrenzende internodium. Uit de waarnemingen van de 2de proef blijkt echter, dat de bevorderende invloed der knoppen op de wortelontwikkeling zich over veel grooter afstand doet gelden; knoppen, die aan den top geplaatst zijn (of op het midden van de stek) bevorderen den wortelgroei aan de basale leden. De p l a a t s, waar de wortels optreden is in ieder lid scherp bepaald, ook al is de knop aan het boveneind van het internodium verwijderd. Dit blijkt b.v. bij vergelijking van groep 2 en groep 4. Terwijl bij 2 nog niets te zien is van wortelvorming, zijn bij de stekken van 4 reeds opzwellingen aan het basale internodium

zichtbaar; vooral reeds sterk bij één der stekken, waar de beide knoppen (nabij den top) duidelijk werking vertoonen. De opzwellingen bevinden zich echter steeds alleen aan de zijde van den ondersten (weggenomen) knop. Hetzelfde nemen wij waar bij vergelijking van groep 2 en groep 12.

Een week later (4 Maart) waren de verschillen tusschen groep 2 eenerzijds en de groepen, waarbij een of meer knoppen behouden waren nog duidelijk zichtbaar. De invloed van het ingipsen echter was niet duidelijk waarneembaar, zooals blijkt uit het volgende overzicht:

gr. 3,	(alle	knoppen	ingegipst)	van	de	8	st.	vertoont	er	1	wortelvorming
„ 1,	„	„	„	„	„	4	„	vertoonen	„	4	„
„ 4,	„	„	„	„	„	4	„	„	„	4	„
„ 6,	„	„	„	„	„	4	„	„	„	3	„
„ 8,	„	„	„	„	„	4	„	„	„	3	„
„ 12,	„	„	„	„	„	4	„	„	„	4	„

Bij groep 3 is derhalve de belemmerende werking wel zichtbaar.

Bij de andere groepen met ingegipste knoppen echter volstrekt niet:

gr. 5 is niet noemenswaard achter bij groep 4; 3 van de 4 stekken vertoonen wortelvorming, waarvan 1 zeer krachtig;

gr. 7 is niet achter bij groep 6 (3 van de 4 st. wortelvorming);

gr. 9 is duidelijk vóór bij groep 8; 4 st. vertoonen wortelvorming, over het algemeen krachtiger dan bij gr. 8;

gr. 11 is aanmerkelijk vóór bij gr. 10;

gr. 10, van de 4 st. vertoont er 1 wortelvorming;

„ 11 „ „ 4 „ vertoonen „ 3 „ .

Bij gr. 13 is de wortelvorming weer iets geringer dan bij gr. 12. Bij onderzoek bleek, dat de gipsverbanden hard en vast zijn en volstrekt geen ontwikkeling der knoppen toelaten. Daarentegen was bij de meeste niet-ingegipste knoppen duidelijk werking zichtbaar.

Er was in dit resultaat voor mij iets verrassends. Terwijl het totaal verwijderen van alle knoppen een zeer belemmerende werking op de wortelvorming heeft, is reeds de invloed van 1 of 2 ingegipste (dus geheel in hun ontwikkeling geremde) knoppen voldoende om deze belemmering op te heffen. Aan den anderen kant is het verschil tusschen de stekken met vrije en met ingegipste knoppen niet of nauwelijks waarneembaar. Men krijgt derhalve den indruk, dat het niet bepaald het ontwikkelingsproces van den knop is, dat de wortelvorming bevordert, doch dat reeds de aanwezigheid van een of meer knoppen van ingrijpende beteekenis is voor dit proces.

De volgende waarneming versterkte dezen indruk: Twee weken later hebben ten slotte alle acht stekken van groep 3 wortels gevormd, weliswaar over het geheel aanmerkelijk zwakker dan bij groep 1: er zijn slechts één of enkele dunne wortels zichtbaar, meerendeels aan de beide onderste internodiën.

Van groep 2 vertoonen 3 exemplaren geen spoor van wortelvorming; één exemplaar vertoont zwakke wortelvorming. De polariteit is hier onduidelijk; onder alle knoplidteekens zijn opzwellingen of (zeer korte) worteltjes zichtbaar. Over het geheel worden deze naar onderen iets krachtiger. Het onderste deel (± 1 c.M.) is met eenige zeer korte worteltjes (± 2 m.M.) bezet.

Wij komen op deze vraag, betreffende den invloed van den knop nader terug in hoofdstuk IX.

Nadere beschouwing der polariteit.

Volgens het op pag. 95 vermelde vertoonen deze eenjarige stekken niet een geleidelijke afname in de wortelvorming van de basis naar den top, doch een verschil in het wortelvormend vermogen tusschen de verschillende internodiën. De vraag rijst, of we dit als polariteit (verticibasaliteit) mogen aanduiden. Immers een kenmerk der polariteit — in de oorspronkelijke physische beteekenis en ook in den zin, waarin VOECHTING het woord bezigt — is, dat bij het verdeelen in steeds kleinere deelen, deze steeds weder dezelfde polen vertoonen (zie hoofdstuk I, pag. 29). Indien onze waarnemingen echter juist zijn, is dit hier niet het geval: wanneer men de verdeeling doorzet totdat de stekken slechts uit één internodium bestaan, zullen deze geen polariteit meer vertoonen.

Om dit nader te onderzoeken werden eenige proeven ingezet:

Derde proef met *Ribes nigrum:* eenjarige stekken uit één internodium bestaande.

Dertig stekjes werden hiertoe gebezigd en wel zoodanig gesneden, dat bij:

a. 10 ex., de knop zich aan den top bevond;

b. 10 ex., de knop zich aan de basis bevond, het takje vlak onder het bladlitteeken doorgesneden;

c. 10 ex., eveneens met den knop basaal, doch zoo gesneden, dat onder het bladlitteeken nog een stengelstukje van 3 à 4 m.M. bleef zitten, waarvan echter de schors verwijderd was. (Deze laatste groep werd er bijgevoegd, omdat de mogelijkheid bestond, dat bij *b.* het verband tusschen den knop en de stek grootendeels verbroken was. Door het verwijderen der schors was de ontwikkeling van wortels onder den knop uitgesloten.) Deze stekjes

werden 8 Februari in glazen doozen op vochtig filtreerpapier gelegd en in een thermostaat bij 24 gr. geplaatst.

8 Maart bleek, dat de knoppen in de drie groepen zich over het geheel gelijkelijk ontwikkelden. Een begin van wortelvorming was alleen bij *a* zichtbaar, in den vorm van opzwellingen, vooral vlak onder den knop.

20 Maart werd de proef geëindigd, daar de knoppen teekenen van afsterving begonnen te geven. De wortelvorming was over het geheel nog zwak. Niettemin was het volgende waar te nemen:

De stekjes met apicaal geplaatsten knop vertoonden sterker wortelvorming dan die van de beide andere groepen. De invloed van den apicalen knop is dus grooter dan die van den basalen. Toch ontbreekt ook deze laatste, naar het schijnt, niet geheel. Polariteit is bij deze stekken alleen waar te nemen t. o. van de callusvorming. Deze is aan de basis steeds zeer krachtig, doch aan den top ontbreekt ze meestal geheel.

Ten opzichte der wortelvorming is volstrekt geen polariteit waar te nemen: De wortelvorming (schorsopzwellingen of uitwendig zichtbare wortels) is gewoonlijk het sterkst dicht nabij het boveneind, echter komen er ook wel lager, b.v. op de helft van het internodium wortels voor den dag. Nooit echter ziet men ze aan het ondereind optreden. Bij de groepen *b* en *c* is in hoofdzaak hetzelfde waar te nemen. Zoo zijn er verscheidene, waarbij uitsluitend aan het apicale deel duidelijke opzwellingen zichtbaar zijn, het tegengestelde is nooit het geval. Bij andere zien we dicht onder den top een wortel, al of niet vergezeld van eenige opzwellingen. Wij mogen in verband met de waarnemingen van de vorige proef aannemen, dat ook de basaal geplaatste knop hier een gunstigen invloed op de wortelvorming uitoefent, desondanks vinden we de krachtigste wortelvorming aan den top.

Vierde proef met *Ribes nigrum*; eenjarige stekken, uit één internodium bestaande.

Er werden 8 groepen, ieder van 12 stekken gebruikt:

a. met knop aan het apicale eind;

b. idem, doch invers opgehangen;

c. als *a*, doch knop verwijderd;

d. „ *a*, „ „ ingegipst;

e. „ *a*, „ het ondereind ± 1 c.M. in water hangend;

f. „ *a*, „ een schorsring verwijderd, ± 1 c.M. onder den knop;

g. als *f*, doch een kleine schorsstrook intact gelaten, aan de van den knop afgewende zijde;

h. „ *a*, „ het ondereind ingegipst.

Deze stekken werden 4 Maart opgehangen in een glazen bak op welks bodem zich water bevond; de bak werd bedekt met een glazen plaat, die een kleine spleet openliet. De bak werd geplaatst bij kamertemperatuur, in diffuus daglicht.

Deze proef beantwoordde niet aan de verwachting. De levensvatbaarheid der stekjes schijnt in deze omstandigheden gering te zijn. Reeds na twee weken vertoonden vele knoppen duidelijk kenmerken van afsterving, zonder dat er voldoende wortel- en callusvorming had plaats gevonden om aanmerkelijke verschillen tusschen de groepen op te leveren. Vermeldenswaard is alleen het volgende:

De groepen *e* en *h* vertoonen beide krachtige knopontwikkeling. Bij *h* (ondereind ingegipst) is deze zelfs iets vóór vergeleken met *e* (ondereind in water hangend). Deze opmerkelijke knopontwikkeling bij de groep *h* is waarschijnlijk te verklaren uit het feit, dat de poreuze gipsknop aan het ondereind den waterdamp in zich opneemt en zoodoende het stekje voldoende vocht levert voor de ontwikkeling van den knop. Opmerkelijk was daarbij echter de geringe wortelvorming. Deze was alleen bij groep *e* krachtig en overtrof die der andere groepen ver: bij 9 stekken waren worteltjes aanwezig, waaronder van $^1/_2$ à 1 c.M. Onder water zijn nog geen wortels uitgegroeid; wel zijn echter bij verschillende stekjes opzwellingen zichtbaar.

Uit de verschillende waarnemingen aan de uit één internodium bestaande stekjes, blijkt derhalve, dat deze alleen polariteit vertoonen t. o. van de callusvorming, niet t. o. van de wortelvorming. Zij zijn wat dit laatste betreft volkomen eenzijdig: de zijde van den aan den top geplaatsten knop (onverschillig of deze aanwezig is of verwijderd) brengt de wortels voort, in de drie reeds meermalen genoemde dubbelreeksen. Bevoorrechting van de basis is daarbij niet te bemerken. Veeleer vinden wij den sterksten wortelgroei aan den top; vooral is dit het geval, wanneer de apicale knop aanwezig is en zich ontwikkelt.

Opmerking: Bij de laatstgenoemde proef (4de proef met *Ribes nigrum*) bleek, dat het ingipsen van bepaalde deelen, behalve dan het belemmeren van groei, ook op andere wijze invloed op het resultaat kan uitoefenen. De opvallende knopontwikkeling in de groep *e* toonde dit duidelijk. Dit wijst er op, dat wij bij de beoordeeling van de resultaten van d.g. proeven voorzichtig moeten zijn. De invloed van het ingipsen der knoppen, zooals deze

bij de 2de proef met *Ribes nigrum* (pag. 94) werd toegepast is waarschijnlijk ook niet zoo eenvoudig als men geneigd is aan te nemen. Wanneer het met zorg geschiedt, blijkt weliswaar in den regel, dat na eenige weken de knop intact en levensvatbaar is gebleven, doch geen merkbare volumetoename heeft ondergaan. Of hierdoor echter ook inwendige processen in den knop geheel en al belemmerd zijn, is mij niet bekend. Voorts is het mogelijk, dat de gipsomhulling, waterdamp opzuigend, de knoppen tegen uitdroging beschermt en misschien zelfs eenig vocht aan de stekjes toevoert, waardoor de nadeelige invloed van de belemmering der knopontwikkeling eenigszins wordt opgeheven. De nadeelige werking van het ingipsen van alle knoppen (2de proef, groep 3), die zeer duidelijk was, kan misschien voor een deel een gevolg zijn van het feit, dat hier een groot deel van het stekje in gips gehuld was. Het zou dus wel gewenscht zijn, voor een zuivere beoordeeling der resultaten, nauwkeurig de beteekenis van het ingipsen na te gaan, vooral wanneer — zooals in onze proeven in den regel het geval is — de plantendeelen zich in zeer vochtige lucht bevinden.

Ik heb, om de bezwaren van het ingipsen te ontgaan, naar een andere methode gezocht om de ontwikkeling der knoppen tegen te gaan, n.l. door afkoeling. Voor dit doel werd een soort ijskast geconstrueerd, waarbij de boveneinden der stekken met de knoppen in een ruimte stonden, die een temperatuur had van 3 à 5 gr., terwijl de ondereinden zich bevonden in een glazen bak, op welks bodem zich water bevond en waarin de temperatuur van het vertrek heerschte. Ik ben echter ook met deze methode op groote bezwaren gestuit. Afgezien van de technische moeilijkheden, is het ook de vraag of de invloed van den knop in rust, dien ik wenschte na te gaan, blijft bestaan bij een temperatuur van 3 à 5 gr. Het is immers zeer goed mogelijk, dat met het verhinderen van de ontwikkeling in dit geval een opheffen van dien invloed gepaard zou gaan, zonder dat er tusschen deze beide gevolgen een causaal verband bestaat.

Ofschoon ik in de voorafgaande waarnemingen eenige aanwijzingen meende te zien, dat ook reeds de aanwezigheid van den knop op zichzelf de ontwikkeling der wortels bevordert, is het toch wel zeer duidelijk, dat het vooral de zich ontwikkelende knop is, die in hooge mate deze eigenschap bezit. Een krachtige ontwikkeling van den knop krijgt men in den regel echter alleen dan, wanneer de basis van de stek zich in water bevindt of althans in een of ander zeer vochtig substraat. De vraag rijst of het dan wellicht de krachtige waterdoorstrooming is, die, als gevolg van de knopontwikkeling, tevens den wortel-

groei bevordert. Op deze vraag kom ik in hoofdstuk VI nader terug. Ik wil echter eenige proeven met *Ribes*-stekken, in dit verband genomen, reeds hier vermelden, te meer daar deze, wat de opgeworpen vraag betreft, van weinig beteekenis zijn.

Vijfde proef met *Ribes nigrum*.

Deze bestond uit 3 groepen, ieder van 7 eenjarige stekken, ± 25 c.M. lang. Alle waren in glazen cylinders geplaatst, zoodat het ondereind zich eenige c.M. onder water bevond en het bovenеind met 2 knoppen boven de doorboorde kurk uitstak, die den cylinder van boven, op een kleine tusschenruimte na, afsloot; ingezet 27 Maart.

Groep A. De beide knoppen aan het boveneind intact, alle andere weggesneden; de apicale wond afgesloten met paraffine.

„ B. Ook de beide genoemde knoppen weggesneden en de wonden afgesloten met paraffine.

„ C. Als voren, doch de wonden niet bedekt met paraffine, doch voorzien van gipsknoppen.

De bedoeling van dit laatste was, te trachten, ondanks de verwijdering der knoppen, een transpiratiestroom in de stekken te onderhouden. WINKLER onderhield op deze wijze de transpiratie door middel van een gipsblok, hetwelk, aan het eind van een bladsteel geplaatst, de bladschijf verving.

Dit gelukte mij in dit geval echter slechts zeer onvolkomen. Het waterverbruik der stekken C bedroeg slechts weinig meer dan van B en bleef ver achter bij dat van A, zelfs nadat een week na het inzetten van de proef bij elk dezer stekken nog een knop verwijderd werd. Bij het beëindigen van de proef was de verhouding: A : B : C = 39 : 12 : 19.

Er was dus wel eenige vermeerdering van C, vergeleken met B, doch veel te gering voor het doel waarmede de proef was ingezet. Eenig resultaat leverde de proef niettemin op: Het verschil in de wortelvorming van de stekken met knop (A) en die zonder (B en C) was zeer groot. Niet alleen was het aantal der wortels bij A aanmerkelijk grooter, doch bovendien waren de weinige wortels, die bij B en C optraden, ook opvallend dun; zij schijnen dus ook veel zwakker aangelegd te worden. Van groep A vertoonde A2, waarbij zich slechts één knop zwak ontwikkelde ook de geringste wortelvorming.

Voorts was in sommige gevallen duidelijk zichtbaar, dat de zich ontwikkelende knop ook invloed uitoefent op de plaats, waar

de wortels ontstaan. Weliswaar zijn deze streng gebonden aan de drie genoemde banen onder ieder bladlitteeken, doch de knop kan de ontwikkeling der wortels bevorderen op veel lager gelegen internodiën, wanneer deze banen zich ongeveer in het verlengde bevinden van de banen op het onmiddellijk onder den knop gelegen internodium. Dit was b.v. bij A3 waar te nemen. De knoppen I en II bevonden zich boven de kurk, dus in de betrekkelijk droge lucht van het vertrek; de andere III, IV enz., waren verwijderd. Dit deel van de stek bevond zich in den cylinder, in vochtige lucht. Knop I ontwikkelde zich krachtig, aanmerkelijk sterker dan II, die bovendien na een week verwijderd werd. Duidelijk was nu zichtbaar, dat bij III en IV de wortelreeksen zich eenzijdig ontwikkelden en wel bij III links, bij IV rechts, derhalve correspondeerend met knop I. Bij de lager geplaatste internodiën, waar tengevolge van de polariteit de wortelgroei krachtiger was, vond echter ook in andere sectoren wortelvorming plaats. Bij een der stekken (A 6) ontwikkelde zich van het begin af aan slechts één knop (de bovenste); deze stek vertoonde ook een opvallend eenzijdige wortelvorming, ook hier correspondeerend met den kant, waar zich deze knop bevindt.

Ten slotte is hier te vermelden een proef met eenjarige stekken van roode bes *(Ribes rubrum),* ingezet 10 Maart. 32 stekken werden opgehangen in glazen cylinders, in vochtige lucht; zij waren verdeeld in 4 groepen:

a. met knoppen, de basis boven water hangend;
b. met knoppen, de basis in het water hangend;
c. de knoppen verwijderd, de basis boven water hangend;
d. de knoppen verwijderd, de basis in het water hangend.

Het resultaat (30 Maart) was in het kort het volgende: Alleen de groep b vertoont wortelvorming, in hoofdzaak overeenstemmend met die van *Ribes nigrum.*

Het wegnemen der knoppen heeft hier zoowel op de wortelvorming als op de callusvorming (basaal) een zeer remmenden invloed. De stekken, die met de basis in het water hangen, vertoonen weinig of geen wortelvorming, minder dan over het geheel bij *Ribes nigrum* onder deze omstandigheden het geval is. Ook de ontwikkeling der knoppen is bij *b* aanmerkelijk geringer dan bij *a.*

De bovengenoemde waarnemingen werden gedaan, vóór het anatomisch onderzoek, waarvan de resultaten in hoofdstuk III vermeld zijn, was ingesteld. Brengen we deze thans met elkaar in verband, dan kunnen we aldus r e s u m e e r e n:

We hebben in *Ribes nigrum* een typisch voorbeeld te zien van het in hoofdstuk I, p. 28 vermelde geval, waar de homogeniteit

van de as verbroken wordt door de aanwezigheid van orgaanreserven. Het verschijnsel der polariteit wordt daardoor minder eenvoudig; in sommige gevallen, waarin de ontwikkeling der wortelbeginsels sterk bevorderd wordt, schijnt zij geheel te ontbreken. Toch is zij wel degelijk aanwezig. Zij uit zich, wanneer de uitwendige voorwaarden voor alle deelen van de stek gelijk zijn, in een afnemende wortelontwikkeling der opeenvolgende internodiën, van de basis naar den top.

De aanwezigheid der wortelbeginsels, de mate van hun (gepraeformeerde) ontwikkeling en hun plaatsing werkt echter in tegengestelden zin. De ophooping van sterk ontwikkelde wortelbeginsels aan het topgedeelte, waar — door hun verband met het mergstraalsysteem een snelle aanvoer van de noodige bouwstoffen verzekerd is — heeft ten gevolge, dat aan eenledige stekken de polariteit volstrekt niet tot uiting komt en bij stekken, welke uit meer leden bestaan alleen bij vergelijking van het wortelvormend vermogen der opeenvolgende internodiën, terwijl we bij ieder internodium op zich zelf vaak een wortelvorming waarnemen, die, wat de sterkte betreft, veeleer tegengesteld is aan den polariteitsregel.

De knop heeft een belangrijken invloed op de ontwikkeling der wortelbeginsels. Deze kan onder bepaalde omstandigheden zich vooral sterk doen gevoelen op de, in het onmiddellijk naar onderen grenzende internodium liggende, wortelbeginsels, doch is daar volstrekt niet toe beperkt. Ook tot veel lagere geplaatste wortelbeginsels kan deze invloed zich uitstrekken.

De vraag of deze invloed alleen door den zich ontwikkelden knop wordt uitgeoefend of dat ook de aanwezigheid van den knop op zich zelf, bij totale onderdrukking zijner ontwikkeling, reeds een dergelijken invloed heeft, is moeilijk met zekerheid te beantwoorden. Het kan echter op grond van het waargenome waarschijnlijk geacht worden, dat het laatste het geval is.

HOOFDSTUK V

SALIX EN POPULUS

MORPHOLOGISCH-ANATOMISCHE WAARNEMINGEN.

Voor het onderzoek der wortelvorming bij deze geslachten gebruikte ik materiaal van een elftal *Salix*- en zes *Populus*-soorten.[1]) Hiervan werden in den regel eenjarige takjes op de gewone wijze in vochtige cylinders geplaatst met de ondereinden in het water. In den regel wees dan reeds het karakter der wortelvorming — op morphologisch bepaalde plaatsen snel inzettend — er op, dat de wortels uit gepraeformeerde beginsels ontstonden. Bij enkele was dit niet het geval; hier traden eerst na langer tijdsverloop wortels nabij het basale wondvlak op, zoo b.v. bij *Salix caprea* (zie verder Hoofdstuk VI).

Salix.

In het literatuuroverzicht werd al vermeld, dat TRÉCUL reeds in 1846 de wortelbeginsels bij eenige *Salix*- en *Populus*-soorten vond en in het kort medegedeeld, wat wij daarover bij hem vinden (zie blz. 19). Ook VOECHTING vermeldt ze. Op blz. 24 van zijn „Organbildung" zegt hij het volgende: „Von besonderer Bedeutung für uns ist der Umstand, dass in der Rinde der Zweige (*Salix viminalis*) Wurzelanlagen verborgen sind. Dieselben sitzen als schwach vorgewölbte Hügel unter der primären Rinde, heben dieselbe aber nur so wenig empor, dass äusserlich davon nichts zu sehen ist. Mit ziemlicher Regelmässigkeit findet man diese Adventiv-Wurzel-Anlagen auf beiden Seiten der Achselsprosse, gewöhnlich etwas tiefer als die untere Grenze der Ansatzstelle der letzteren. In Fig. 2 is der Ort der Anlagen durch die ausgewachsenen Wurzeln an einem Zweigstück von *Salix viminalis* angedeutet". (Men ziet op deze figuur ter weerszijden van den knop een wortel, voorts een $\pm$ $^1/_2$ c.M. er onder, en een $^1/_2$ c.M. er boven) ..... „Ausser an diesen Orten finden sich die Anlagen häufig einzeln, seltener zu mehreren, über und unter den Achselsprossen in meist geringer, doch wechselnder Entfernung; und endlich treten sie noch an beliebigen nicht näher zu bestimmenden Orten mehr oder weniger fern von den Achselsprossen auf."

Gaat men de ligging der wortelbeginsels nauwkeuriger na, dan blijkt, dat ook de laatstgenoemde plaatsen volstrekt niet wille-

[1]) Het materiaal was afkomstig van het arboretum der Landbouwhoogeschool; ik bezig de benamingen waaronder het daar wordt aangetroffen.

keurig („beliebig") zijn en dat ook een nauw verband met den anatomischen bouw, in het bijzonder met de mergverbindingen is waar te nemen. Reeds bij uitwendige beschouwing van de plaatsen waar de wortels naar buiten komen is een zekere regelmaat wel waar te nemen. Dit is b.v. te zien op fig. 11 (Pl. V), waar de plaatsing der wortels aan een eenjarig takje van *Salix amygdalina* is aangegeven. Men ziet hier met groote regelmaat de beide wortels (a) ter weerszijden van het bladlitteeken. De met b aangeduide wortels herinneren, wanneer men let op de drie vaatbundelmerken, die op het bladlitteeken zijn waar te nemen, wat hun ligging betreft aan die van *Ribes nigrum;* de wortelbeginsels c ten slotte zijn op kleiner of grooter afstand ongeveer mediaan boven een knop geplaatst.

Ik heb vervolgens verschillende soorten op het voorkomen van wortelbeginsels onderzocht. Evenals bij *Ribes nigrum* werden daartoe met het houtmicrotoom series gesneden, sommige alleen van het knoopgedeelte (b.v. van 0.5 c.M. boven het midden van het bladlitteeken tot 0,5 c.M. er onder), in andere gevallen door geheele internodiën. Bij verreweg de meeste soorten trof ik wortelbeginsels aan, n.l. bij *Salix amygdalina, S. pulchra, S. nigricans, S. rotundifolia, S. laurifolia, S. discolor, S. regalis, S. babylonica, S. alba vitellina britzensis.* Ik vond ze niet bij *Salix caprea;* bij *Salix aurita* vond ik celgroepjes, welke zich voordeden als rudimentaire, niet voor ontwikkeling vatbare wortelbeginsels.

Als voorbeeld moge in de eerste plaats dienen een internodium van *Salix rotundifolia* (bijna 3 c.M. lang), dat in zijn geheel gesneden werd, te beginnen onmiddellijk onder den knop en vandaar omlaag gaande. Bezien wij een coupe, zooals afgebeeld op fig. 12, ongeveer 6 m.M. onder den knop, dan kunnen wij hier de drie houtsectoren, welke correspondeeren met de drie bladbundels van den knop, die zich aan het boveneind van het internodium bevindt, gemakkelijk onderscheiden: I M, I R, I L. Die van het een hooger geplaatste blad (II M, II R, en II L) zijn eveneens zonder moeite te vinden. Door bestudeering van de geheele reeks doorsneden kan men dan den houtcylinder analyseeren, zooals dit verder door de cijfers is aangegeven. Vervolgen wij nu de reeks omhoog, dan zien wij de sectoren 1 R en I L (iets hooger ook 1 M) uit den houtcylinder treden en overgaan in de beide laterale bladbundels. Op fig. 13 zien wij, hoe (in dit geval) links de houtsector (1 L) nog vrijwel intact is, terwijl hij rechts (I R) begint te verdwijnen. Door het uittreden van deze beide sectoren ontstaat plaatselijk een leemte in den houtcylinder, een breede mergverbinding, die zich naar boven

toe weer sluit, doordien de begrenzende sectoren zich aaneenvoegen. Even boven de plaats, waar de houtcylinder weer gesloten is, vinden we aan weerskanten een wortelbeginsel. Dit zijn de beide laterale wortelbeginsels. (Op onze schematische figuur (fig. 11) met *a* aangegeven.) Wij komen op de ligging daarvan nog nader terug bij het volgende voorbeeld. Vervolgen wij nu van hieruit de serie naar onderen, dan vinden wij ± 6 m.M. onder den knop (zie fig. 12) een wortelbeginsel tegenover den begrenzenden mergstraal (rechts) van I M en weder iets lager (± 11 m.M. onder den knop) er evenzoo een links. Dit zijn dus wortelbeginsels, zooals op fig. 11 met *b* zijn aangeduid, in hun ligging met die van *Ribes nigrum* overeenkomend. Ten slotte vinden wij geheel onder aan het internodium een wortelbeginsel (fig. 14). Zooals men ziet, ligt dit ongeveer in het midden der afplatting van den omtrek. Dit is de afplatting van den stengel, die men boven den naar onderen volgenden knop waarneemt. Ook de ligging van dit wortelbeginsel houdt verband met een breede mergverbinding. De doorsnede van fig. 15, 2,5 m.M. lager dan de vorige genomen, toont deze mergverbinding, ontstaan door de onderbreking van den houtcylinder, waarin weder iets lager zich de mediane bundel O M zal inschuiven.

Wij vinden in dit internodium dus vijf wortelbeginsels, waarvan er drie als nodaal, twee als internodaal zijn te beschouwen (die bij I M). Wat de eerste betreft, het verband met de op den knoop uittredende vaatbundels en de daardoor ontstane mergverbindingen, is zeer duidelijk en de nodale ligging m. i. daaruit te verklaren. Wat de tweede aangaat, schijnt het wel, dat de plaatsing, althans t. o. van de longitudinale as willekeurig is. De begrenzende mergstraal is, ter plaatse waar zich het wortelbeginsel bevindt, niet of nauwelijks verbreed. Opvallend is, dat het hout hier een weinig naar buiten uitspringt, zoodat dus het wortelbeginsel op een kleine verhevenheid (in radiale richting) ligt, waardoor het iets dichter bij het buitenoppervlak komt te liggen. Min of meer duidelijk is dit in den regel bij de wortelbeginsels der *Salices* waar te nemen. Deze verhevenheid is evenwel zeer plaatselijk; te spreken van „des protubérances allongées", zooals TRÉCUL doet, lijkt mij dan ook onjuist.

Ik heb in de verschillende series steeds de wortelbeginsels zien optreden, die in het bovengenoemde voorbeeld vermeld zijn. Alleen vond ik soms ook beginsels tegenover de begrenzende mergstralen van I L of I R. Zoo vond ik bij het snijden van een knoopgedeelte van *Salix amygdalina* alleen het rechter nodale wortelbeginsel; het linker ontbrak, doch iets lager trof ik een wortelbeginsel aan bij een der begrenzende mergstralen van I L.

Hiermede is niet gezegd, dat de ligging der wortelbeginsels (en dus ook het optreden der wortels) bij alle genoemde *Salix*-soorten dezelfde is. Veeleer neemt men tusschen de onderscheidene soorten kleine verschillen waar; alleen echter door een uitgebreid en stelselmatig onderzoek zou men kunnen uitmaken in hoever deze constant zijn.

Bij *Salix laurifolia* b.v. zag ik de wortels aan de stekken hoofdzakelijk lateraal en mediaan, vlak boven den knop optreden en slechts zelden aan de internodiën. In overeenstemming hiermede heb ik in mijn coupes alleen nodale wortelbeginsels gevonden. Vooral de laterale vond ik hier fraai ontwikkeld. Ik wil de ligging dezer wortelbeginsels nog aan een paar microphotographieën verduidelijken. Bezien wij een doorsnede op zekeren afstand onder de bladinplanting, dan vinden we hier hier de beide sectoren I L en I R, correspondeerend met de beide laterale bladbundels, evenals wij dit beschreven in het voorafgaande voorbeeld. Iets hooger vinden wij den bladbundel, in hoofdzaak uit nauwe spiraalvaten bestaande, aan de binnenzijde van den houtcylinder. Aan den buitenkant er van bevindt zich secundair hout, aan den binnenkant parenchym, dikker van wand dan het mergparenchym. Naar boven toe de reeks doorsneden vervolgend, zien wij den bladbundel naar buiten schuiven; het hout aan de buitenzijde er van wordt kleiner, het parenchym grooter. Het parenchym begeleidt dus den bladbundel op zijn schuinsch verloop door den houtcylinder aan de boven-(binnen)zijde, het verlengt zich (in radiale richting) tot een breede mergverbinding. De coupe, afgebeeld op fig. 16 kan dit verduidelijken. De rechter laterale bundel is hier iets lager uit het hout getreden dan de linker. Wij zien linksch den bladbundel nog binnen den houtcylinder. Hij is hier schuin doorgesneden. Aan de binnenzijde er van zien we de parenchymatische mergverbinding, aan de buitenzijde een dunne laag secundair hout (houtvezels). Wij merken voorts op, dat het hout hier een sterke inbochting naar binnen vertoont. Iets hooger vinden wij den bladbundel geheel buiten den houtcylinder liggen en een doorloopende breede verbinding tusschen merg en bast; weder iets hooger krijgen we het beeld zooals fig. 16 dit aan de rechterzijde toont. De houtcylinder is hier weder gesloten boven de mergverbinding; de bladbundel ligt geheel in het bastweefsel. Iets boven de plaats nu waar de bladbundel geheel buiten het cambium ligt en de houtcylinder weder gesloten is, vinden wij het wortelbeginsel als een meristematisch weefselknopje tegen het cambium aan liggen. Er mede correspondeerend, ziet men een of twee mergstralen, die door hun breedte opvallen. Deze staan dus naar onderen toe over een

zeer korten verticalen afstand in verbinding met de breede mergverbinding.

Ook hier zien wij het cambium, daar waar zich het wortelbeginsel bevindt, eenigszins naar buiten gebogen, zoodat het hout wat naar buiten uitspringt. Fig. 17 toont hetzelfde wortelbeginsel bij sterker vergrooting. Het bestaat uit meristematische cellen, dunwandig en met protoplasma gevuld; de kernen zijn vaak ook zonder bijzondere fixatie en kleuring duidelijk waarneembaar.

Wat verder de verschillende door mij onderzochte soorten betreft, kan ik nog vermelden, dat ik bij *Salix pulchra* bijna uitsluitend de beide laterale wortels waarnam; bij onderzoek vond ik ook alleen deze wortelbeginsels. Evenzoo bij *Salix discolor*, waar echter een enkele maal ook vlak boven den knop een wortel optrad. Bij *Salix regalis* trad regelmatig een wortel mediaan. vlak boven den knop op; men vindt hier dan ook in den regel een wortelbeginsel; ook de laterale wortels ontspringen zeer dicht bij den knop, vlak er naast. Voor *Salix rotundifolia* werd reeds het voorkomen van internodale wortelbeginsels vermeld. Ook bij *Salix nigricans*, waarvan de stekken zich door een zeer krachtige wortelvorming onderscheiden, werden deze waargenomen. Bij deze soort deed zich verder de eigenaardigheid voor, dat er zich slechts één laterale wortel op den knoop ontwikkelde. In drie series van knoopgedeelten vond ik dan ook in ieder slechts één lateraal wortelbeginsel (rechts bovendien een mediaan, dicht boven den knop). Bij *Salix babylonica* vond ik de wortelbeginsels hoofdzakelijk rondom den knop: de beide laterale schuin naar onderen; een mediane 2 à 3 m.M. er boven, deze laatste vaak zeer krachtig en soms ook mediaan onder den knop op een grooteren afstand. De wortelvorming van *Salix aurita* maakte het reeds waarschijnlijk, dat hier geen wortelbeginsels aanwezig waren (zie blz. 126). Bij onderzoek bleek, dat bij deze soort vaak op het hout der eenjarige takken uitspringende lijsten zijn waar te nemen. Hier en daar vindt men tegen deze lijsten kleine celgroepen, die min of meer op wortelbeginsels gelijken. Blijkbaar zijn zij echter niet voor ontwikkeling vatbaar. Noch bij takjes, welke in water geplaatst waren, noch bij die, welke in vochtig zand gestekt waren geweest, toonden zij eenige ontwikkeling.

Populus.

Op dezelfde wijze stelde ik een onderzoek in naar de wortelbeginsels bij de *Populus*-soorten, welke ik ook voor psysiologische waarnemingen gebruikte: *Populus nigra* var. *pyramidalis*,

P. trichocarpa, P. Simoni, P. thevestina, P. Eucalytus en *P. alba.* Ik vond bij de eerste vier wortelbeginsels, bij de laatste niet.

Zooals in het literatuuroverzicht vermeld werd (zie blz. 18), kende reeds MOHL groote beteekenis toe aan de mergstralen voor het optreden der bijwortels, in het bijzonder aan de groote mergverbindingen in de knoopen. Onze waarnemingen bij *Ribes nigrum*, de *Salices* (en zooals wij zullen zien ook bij *Vitis*) geven veel steun aan deze opvatting. Wij zagen echter ook, dat reeds TRÉCUL er op wees (zie pag. 20), dat het geen algemeene regel is, dat de bijwortels vooral daar optreden, waar een mergstraal in de schors overgaat en dat hij eenige gevallen beschrijft bij kruidachtige gewassen, waar de bijwortels op andere plaatsen optreden.

Ook bij *Populus* is het verband tusschen de mergstralen en de plaatsing der bijwortels veel minder in het oog vallend dan bij *Salix*. Tevens is, voor zoover ik heb kunnen waarnemen, van een bevoorrechting der knoopen geen sprake.

Een zeer snelle en sterke wortelvorming neemt men waar bij *Populus trichocarpa*. Plaatst men hiervan takjes (een- en meerjarige) in een vochtige atmosfeer met het ondereind in water, dan treden in den regel talrijke wortels op (Pl. XIII, fig. 38). Deze zijn schijnbaar onregelmatig over de internodiën verspreid. De eenige regelmaat, die men opmerkt, in het bijzonder bij jonge takken, die nog duidelijk vijfkantig zijn en vijf sterk ontwikkelde ribben vertoonen, is dat de wortels nooit op de vlakken, doch uitsluitend aan de kanten, vlak tegen de ribben naar buiten komen.

De ligging der wortelbeginsels heb ik o. a. nagegaan bij een internodium van ruim 43 m.M., hetwelk met het microtoom in 432 coupen verdeeld werd. Ik vond hierin 10 wortelbeginsels, waarvan ik de ligging door middel van eenige halfschematische afbeeldingen wil verduidelijken (Pl. VIII, fig. 18—27). De reeks begint bij de plaats, waar het blad aangehecht was, ongeveer ter hoogte waar de bladbundels in den houtcylinder overgaan. Ik heb bij ieder wortelbeginsel het rangnummer aangegeven van de doorsnede waarin het 't best zichtbaar was; daar iedere coupe 100 μ dik was, volgt hieruit onmiddellijk de ligging t. o. van de lengteas van het internodium. Zooals ook fig. 28 en 30 toonen, heeft het merg van *Populus trichocarpa* (evenals van de andere door mij onderzochte soorten) den vorm van een vijfhoek. Aan de vijf hoekpunten vindt men de drie houtsectoren (I), welke correspondeeren met de bladbundels van het eerste blad, wat wij naar boven toe ontmoeten en twee (II) van het tweede blad. De grenzen der verschillende houtsectoren zijn, zonder een zeer nauwkeurig onderzoek van de ontwikkeling van het houtlichaam,

slechts bij benadering te bepalen. Zij zijn in de fig. 18—27, welke met behulp van het prisma geteekend werden, zoo goed mogelijk aangegeven. In deze figuren is met een oogopslag te zien, dat de plaatsing der wortelbeginsels afwijkt van wat wij bij *Ribes nigrum* en bij *Salix* opmerkten. Wij zien ook hier het meerendeel (7 van de 10) tegen de sectoren I aan liggen de andere drie tegen de sectoren II (in de coupen 140, 294 en 404). Hier correspondeeren zij echter niet met een begrenzenden mergstraal, doch wij vinden ze juist tegenover het midden daarvan of iets ter zijde daarvan. Zuiver mediaan b.v. in coupe 69 bij I R, in 123 bij II M, in 312 bij I R. Bij de andere zien wij ze — bij de een meer, bij de ander minder — terzijde van het midden van den sector. De ligging t. o. van de uitspringende stengelkanten is veelal waar te nemen. In 312 zien wij het wortelbeginsel bijna juist onder dezen kant. Bij de andere ligt het zoo, dat de zich ontwikkelende wortel vlak naast de rib naar buiten komt, zooals wij dit dan ook aan de stekken waarnemen.

Indien dus ook al het verband met het mergstraalsysteem en in het bijzonder met de mergverbindingen in de knoopen hier minder duidelijk dan bij de *Salices* is, toch blijkt, dat ook hier de mergstralen ongetwijfeld van beteekenis zijn. Op de figuren heb ik aangegeven, hoe in den regel duidelijk zichtbaar is, dat de mergstralen, waar tegenover zich de wortelbeginsels bevinden, door hun breedte opvallen. Hetzelfde toonen de microphotographiën van eenige doorsneden uit een andere serie van *Populus trichocarpa*. Hiervan toont fig. 28 een wortelbeginsel (± 10 m.M. onder den top van het internodium) bijna mediaan tegen den sector I M gelegen. De verbreeding van den mergstraal is hier duidelijk zichtbaar. Deze verbreeding is slechts plaatselijk, alleen daar waar zich het wortelbeginsel bevindt. De doorsnede van fig. 30, welke 2 m.M. hooger ligt, toont er geen spoor meer van. Op deze figuur ziet men een wortelbeginsel, dat tegen den sector I R aan ligt, doch niet zuiver mediaan. Ook hier is de verbreeding van den mergstraal zichtbaar. Duidelijker nog toonen dit de sterker vergrootte beelden (fig. 29 en 31). De onderbreking van het sclerenchym tegenover het wortelbeginsel is hier te zien. Voorts ook het feit, dat het hout hier niet, zooals bij *Salix*, naar buiten uitspringt, ter plaatse waar zich een wortelbeginsel bevindt. Veeleer ziet men den omtrek er van hier naar binnen buigen. Of het nu een bepaalde of een willekeurige mergstraal is (binnen de genoemde houtsectoren), die zich plaatselijk, daar waar zich een wortelbeginsel vormt, verbreedt, kan ik nog niet met zekerheid zeggen. Ik meen echter, dat een nader onderzoek wel zal aantoonen, dat het ook hier bepaalde mergstralen zijn,

welker ligging verband houdt met den primairen bouw van de as. Deze veronderstelling grond ik b.v. op het volgende, wat ik waarnam in een serie doorsneden van *Populus nigra* var. *pyramidalis*. Een doorsnede even onder den knop vertoont 't beeld van fig. 32. De houtcylinder is hier geopend en door het uittreden van den medianen bladbundel is hier een breede mergverbinding ontstaan. Zooals men ziet bestaat deze bundel uit drie deelen, een smalle in het midden, aan weerskanten daarvan een breede. In de doorsnede van fig. 33, ± 1,5 m.M. lager, zien wij dezen geheelen bundel in den houtcylinder opgenomen. De drie deelen zijn hier nog zichtbaar. Fig. 34, een coupe tusschen de beide genoemde in genomen en sterker vergroot toont dit duidelijker. Men ziet hier rechts den bundel reeds bijna geheel met hout van de as vereenigd. Links is nog een breede mergverbinding, evenzoo ter weerszijden van den smallen bundel. In de doorsnede van fig. 35 zijn de beide zijdelingsche mergverbindingen geheel verdwenen; men ziet hier mergstralen, die zich niet van de andere onderscheiden. De mergstralen, die het smalle bundelgedeelte begrenzen, zijn echter nog duidelijk zichtbaar. Naar omlaag, in de opeenvolgende coupes zijn deze mergstralen te volgen, weliswaar niet steeds even duidelijk. De doorsnede van fig. 35, ± 5 m.M. lager dan die van fig. 34, toont hoe een van de twee bijna het beeld van een gewonen mergstraal oplevert, terwijl de andere nog door zijn breedte opvalt. In het verlengde van dezen laatsten is nu een wortelbeginsel zichtbaar. Dit bevindt zich dus bijna mediaan onder den knop (op een afstand van ± 0,5 c.M.); het ligt tegen een breeden mergstraal, daar waar de houtcylinder de geringste dikte heeft; bovendien mondt deze mergstraal naar boven toe uit in de breede mergverbinding, die wij op fig. 34 waarnemen.

Een nader onderzoek, waarbij ook de ontwikkelingsgeschiedenis van het houtlichaam en de wortelbeginsels zal worden nagegaan, zal hier het morphologische verband duidelijker aan het licht kunnen brengen.

De hier geschetste ligging der wortelbeginsels vond ik in hoofdzaak zoo terug bij de andere door mij onderzochte soorten. Deze beginsels zijn hier vaak zeer fraai ontwikkeld, zoodat zij niet zelden met het bloote oog in de coupe zichtbaar zijn. Een zoodanig wortelbeginsel toont b.v. fig. 36 en 37 van *Populus Simoni*. Zij bestaan ook hier uit meristematisch weefsel, dunwandige cellen, geheel gevuld met protoplasma, waarin de kernen vaak gemakkelijk zijn waar te nemen. Deze cellen hebben, althans in het in alcohol geconserveerde materiaal, veelal een helder gele kleur; vandaar dat zij zich op de photographieën zoo donker voordoen.

HOOFDSTUK VI

SALIX EN POPULUS

PHYSIOLOGISCHE WAARNEMINGEN

Deze waarnemingen werden aan een vrij groot aantal *Salix*- en *Populus*-soorten verricht. Ik wil beginnen met eenige eenvoudige oriënteerende proeven te vermelden.

1. *Salix babylonica.*

Eenjarige takjes werden in een cylinder geplaatst, zoo, dat de ondereinden 6 à 8 c.M. in water stonden en de stekken zich verder in zeer vochtig milieu bevonden; de cylinder werd geplaatst in een donkere kast, bij kamertemperatuur. Een tweede dg. cylinder werd in het licht geplaatst. Ingezet 1 December.

In beide cylinders vormden de stekken in den loop van een maand krachtige wortels, over het geheele zich in het water bevindende deel.

In de 2de plaats werden een aantal één- en tweejarige stekken, op dezelfde wijze in cylinders gebracht en wel:

a. een cylinder met stekken, wier knoppen intact bleven;

b. een cylinder met stekken, wier knoppen verwijderd werden.

Ingezet 11 Februari.

Binnen twee weken begonnen in beide cylinders wortels door te komen, hoofdzakelijk gegroepeerd rondom de oogen; verschil tusschen de beide cylinders was niet waarneembaar. De proef was echter niet geheel zuiver, want bij de van knoppen beroofde takjes begonnen zich de nevenoogen te ontwikkelen. Deze ontwikkeling was echter nog zeer gering, vergeleken bij die der andere knoppen.

2. *Salix caprea.*

Op de boven vermelde wijze werden een aantal één- en tweejarige takken in een cylinder geplaatst, in het donker, bij kamertemperatuur. Ingezet 4 Januari.

De wortelvorming was hier aanmerkelijk zwakker en vertoonde een ander type. Na ruim twee maanden (11 Maart)

hebben zich bij een deel der stekken zwakke wortels gevormd (de langste nog geen c.M. lang), en wel uitsluitend in de onmiddellijke nabijheid van het wondvlak; meerendeels kwamen zij op het snijvlak naar buiten, sommige doorboorden de schors en traden dan even boven dit vlak te voorschijn.

Er zijn dus tusschen deze beide *Salix*-soorten, wat de wortelvorming betreft, zeer karakteristieke verschillen waar te nemen; *Salix caprea* vormt slechts zeer langzaam wortels, uitsluitend in de onmiddellijke nabijheid van het basale wondvlak. *Salix balylonica* vormt ze aanmerkelijk sneller, over het geheele zich onder water bevindende deel, hoofdzakelijk in de omgeving der knoppen, zonder bevoorrechting van het basale wondvlak; alleen wanneer het snijvlak toevallig dicht onder een knoop ligt, treden aan de basis wortels op.

Bij *Salix caprea* zien we dus duidelijk den invloed van polariteit en wondprikkel; bij *Salix babylonica* zijn deze factoren blijkbaar van geringe beteekenis, de wortels ontstaan hier op morphologisch definieerbare plaatsen: hoofdzakelijk links en rechts onder en mediaan vlak boven den knop.

Het lag voor de hand deze verschillen toe te schrijven aan het al of niet voorkomen van wortelbeginsels: de wortelvorming van *Salix caprea* als type van een plant zonder, die van *Salix babylonica* van een met wortelbeginsels. Het anatomisch onderzoek bevestigde dit vermoeden (zie Hoofdstuk V).

Het kwam mij voor, dat behalve het optreden der wortels op bepaalde morphologisch definieerbare plaatsen en hun snelle ontwikkeling, ook de geringe invloed van de al of niet aanwezigheid der knoppen op het voorhanden zijn van wortelbeginsels wees. Tot deze veronderstelling kwam ik, door de tegenstelling met de verschijnselen bij druif en zwarte bes (voordat mij nog de wortelbeginsels van deze laatste bekend waren), waarbij de invloed der knoppen zeer groot is. Intusschen kreeg ik toch spoedig den indruk, dat ook bij *Salix babylonica* deze invloed niet geheel afwezig is. Zoo scheen het niet geheel toevallig te zijn, welke van de genoemde wortelbeginsels in de eerste plaats tot ontwikkeling komt. Uit den toestand der stekken op 11 Maart meende ik af te moeten leiden, dat dit wellicht met de aanwezigheid en ontwikkeling der knoppen samenhangt. Bij sommige stekken, waar de knoppen niet meer aanwezig waren (hetzij verwijderd, hetzij reeds afgestorven, aan het meer basale deel der twijgen) ontwikkelden zich vooral de mediane wortels; bij andere, waarbij zich zijscheuten (onder water) ontwikkeld hadden, meer de laterale wortels onder de knoppen.

Een dergelijk verschil als tusschen *Salix caprea* en *Salix babylonica* deed zich voor bij *Populus alba* en *Populus trichocarpa:*

Een- tot driejarige stekken van *Populus alba* vertoonden, na van 4 Januari tot 11 Maart op de gewone wijze in cylinders te hebben gestaan, geen spoor van wortelvorming, ook niet aan de basis.

Geheel anders bij *Populus trichocarpa.* Bij een voorloopig onderzoek was reeds gebleken, dat de stekken van deze plant zeer gemakkelijk wortels vormen, talrijk en schijnbaar zonder regelmaat en zonder duidelijk verband met de knoppen (of kortloten) over de internodiën verspreid. Op de gewone wijze werden nu twee cylinders gereed gemaakt, in ieder 6 takjes en wel:

cylinder *a*, knoppen (respec. kortloten) intact,
„ *b*, „ „ „ verwijderd.

De paren werden zoo gekozen, dat de beide stekken zoo zuiver mogelijk vergelijkbaar waren. Behalve eenjarige, waren er ook een paar drie- en een paar vierjarige bij, waarbij de kortloten verwijderd werden. Ingezet 10 Februari.

Reeds na een week begon de schors op verschillende plaatsen open te barsten; er was geen onderscheid tusschen *a* en *b*. Op 25 Februari waren talrijke wortels zichtbaar, 1 à $1^1/_2$ c.M. groot (zie Pl. XIII, fig. 38). Het wegnemen der knoppen had geen belemmerenden invloed op de wortelontwikkeling; zelfs scheen deze in cylinder *b* iets voor te zijn. Onder water waren nog geen wortels te zien (slechts één uitzondering: rechter cylinder, rechtsch even onder den waterspiegel); wel waren de schorsopzwellingen hier en daar reeds opengebarsten. De boven het water staande gedeelten der takken vormden echter alle wortels, zelfs bij dunne takjes vlak onder den eindknop. Een week later waren ook onder water in beide cylinders wortels zichtbaar, er was geen merkbaar onderscheid tusschen *a* en *b*.

Ook hier maakte ik de gevolgtrekking, dat bij *Populus alba* de wortelbeginsels ontbreken, terwijl bij *Populus trichocarpa* de snelle ontwikkeling der wortels, verspreid over den geheelen tak en het feit, dat het wegnemen der knoppen geen belemmerenden invloed daarop had, op het voorhanden zijn van wortelbeginsels wees. De volgende waarneming wees er op, dat deze beginsels ook bij oudere takken nog niet verdwenen zijn: Een vijf- à zesjarige tak, die reeds eenige weken met het ondereind in water geplaatst op de werktafel stond, vertoonde op verscheidene plaatsen opzwelling en openbarsting van de schors.

Deze tak was geheel van knoppen en kortlcten beroofd en bevond zich in de betrekkelijk droge lucht van het vertrek. Toch scheen reeds onder deze ongunstige omstandigheden het isoleeren van den tak voldoende te zijn om de ontwikkeling der wortels te doen aanvangen. Ook hier bleek echter, dat het watercontact de wortelvorming niet bevorderde: De tak werd in tweeën gesneden (19 Februari) en de beide stukken (het onderste *a*, waarvan dus het basale deel reeds eenige weken met water in aanraking was geweest, en het bovenste *b*, waarmee dit niet het geval was) op de gewone wijze in een cylinder met water geplaatst. Na drie weken vertoonden beide stukken talrijke wortels boven den waterspiegel; het stuk *b* had bovendien één wortel daaronder, *a* niet. *Populus Eucalyptus* (een- tot driejarige stekken) vertoonden in hoofdzaak het type van wortelvorming van *Populus trichocarpa*. Het vermoeden, dat bij beide soorten wortelbeginsels aanwezig zijn, terwijl zij bij *Populus alba* ontbreken, werd door het anatomisch onderzoek bevestigd (zie hoofdstuk V).

Na deze oriënteerende proeven heb ik het onderzoek over een aantal *Salix*- en *Populus*-soorten uitgebreid, ten einde ook omtrent het voorkomen van wortelbeginsels en de wortelvorming bij andere soorten gegevens te verkrijgen, en voorts ook bij de planten met wortelbeginsels den invloed der knoppen op de wortelontwikkeling aan een nader onderzoek te onderwerpen. Reeds in de voorloopige proeven meende ik eenige aanduidingen te hebben, dat deze invloed ook hier niet geheel ontbrak. Inderdaad bleek, dat ook dáár waar wortelbeginsels aanwezig zijn, deze invloed in meer of mindere mate, bijna steeds te constateeren is. In de derde plaats wenschte ik het vraagstuk te onderzoeken, dat ook in hoofdstuk IV al zeer terloops genoemd werd: Herhaaldelijk was mij reeds gebleken, dat vooral zich ontwikkelende knoppen op de wortelvorming een bevorderenden invloed hebben. In het algemeen echter is er van een krachtige ontwikkeling der knoppen geen sprake, wanneer de stekken geen water kunnen opnemen. De bedoelde invloed komt dus in het bijzonder dàn aan den dag, wanneer men de stekken met de ondereinden in het water plaatst, zoodat zij dit in onbeperkte hoeveelheid tot hun beschikking hebben. De vraag rees nu of die invloed wellicht (geheel of ten deele) was toe te schrijven aan een zuigwerking der zich ontwikkelende scheuten. Immers, het is waarschijnlijk, dat deze stekken het water krachtiger opzuigen, dan die waarvan de knoppen zijn verwijderd en dat dientengevolge ook de wortel-

beginsels of de wortelvormende weefsels rijkelijker van water worden voorzien.

Ten einde dit punt te onderzoeken, werden de proeven zoodanig ingericht, dat de knoppen zich vrij konden ontwikkelen, dat de wortelvorming der afzonderlijke stekken duidelijk zichtbaar was en het door de stekken opgenomen water gemeten kon worden.

De proeven waren als volgt ingericht (zie Pl. XIV):

De stekken werden in cylinders geplaatst, welke van boven afgesloten waren met doorboorde kurken. Door de gaten der kurken werden de stekken zoo aangebracht, dat een klein deel ($\pm 1/3$) er boven uitstak en de rest zich in den cylinder bevond, met het ondereind in het water. Op de cylinders waren strookjes millimeterpapier aangebracht, waardoor de waterstand afgelezen kon worden. Daar de cylinders niet alle nauwkeurig dezelfde doorsnede hadden, werd later het waterverbruik door middel van een buret bepaald. Het deel der stekken, dat zich binnen den cylinder bevond, werd geheel van knoppen beroofd. Steeds waren er 12 stekken (alleen bij *Salix laurifolia* slechts 10), verdeeld in twee groepen:

1°. 6 stekken, waarbij de knoppen aan het boven de kurk uitstekende deel intact bleven; over twee cylinders (*a* en *b*) verdeeld.

2°. 6 stekken, waarbij óók deze knoppen werden verwijderd; eveneens over twee cylinders (*c* en *d*) verdeeld.

Bij eenige soorten, waarvan ik meer materiaal tot mijn beschikking had, werden bovendien toegevoegd de groepen:

3°. stekken, waarbij alle knoppen intact bleven (cylinder *e*).
4°. stekken, waarbij alle knoppen verwijderd waren (cylinder *f*).

} in vochtige lucht, doch niet met de basis in water.

(Deze laatste groepen bestonden niet uit een vast aantal, het overschietende materiaal werd er voor gebruikt.)

Er werd nauwkeurig opgelet, dat ($a + b$) eenerzijds en ($c + d$) andererzijds uit volkomen vergelijkbaar materiaal bestonden, evenzoo *e* en *f*. De knoppen werden afgesneden zonder de schors te beschadigen. Meestal ontwikkelden zich de nevenoogen (wier aanleg vrij diep schijnt te liggen), bij de eene soort meer, bij de andere minder. Het is niet twijfelachtig, dat dit het resultaat op ongewenschte wijze beïnvloedde.

Ik wil nu in de eerste plaats de uitkomsten, voorzoover dit *Salix* betreft, in samenvattenden vorm geven, en verwijs voor de

details naar het verslag der proeven aan het eind van dit hoofdstuk. Het onderzoek ging over een negental soorten, willekeurig gekozen uit het op het arboretum der Landbouwhoogeschool aanwezige plantenmateriaal. Van deze acht soorten vertoonden er zes in hoofdzaak het type van wortelvorming van *Salix babylonica*, waardoor reeds zonder anatomisch onderzoek het voorhanden zijn van wortelbeginsels hoogstwaarschijnlijk was. Slechts bij twee soorten, *Salix alba vitellina britzensis* en *Salix aurita*, ontstonden de wortels alleen aan het ondereind der stekken, waaruit ik afleidde, dat hier geen wortelbeginsels aanwezig waren. Uit het anatomisch onderzoek bleek dit echter alleen op te gaan voor *Salix aurita* (zie Hoofdstuk V).

In het algemeen bleek, dat ook hier de aanwezigheid (en de ontwikkeling) der knoppen den wortelgroei zeer merkbaar bevorderde. Duidelijk toont dit b.v. fig. 39 (Pl. XIV), de stekken van *Salix amygdalina* 11 dagen na het begin der proef en fig. 40 (Pl. XV), *Salix nigricans* na 13 dagen. Slechts in een enkel geval (*Salix rotundifolia)* was deze invloed niet of nauwelijks bemerkbaar. Ook hier zien wij dus, evenals bij *Ribes nigrum*, dat ook bij planten met sterk ontwikkelde wortelbeginsels de remmende werking van het verwijderen der knoppen onmiskenbaar is. Deze werking is hier echter minder sterk dan bij *Ribes nigrum*. In het algemeen groeien bij deze *Salix-soorten* de wortelbeginsels, ook bij zorgvuldige verwijdering der knoppen en vernietiging der nevenoogen, wel krachtig uit, zij het ook met vertraging. Voorts bleek, dat in den regel de stekken met intacte knoppen meer (soms aanzienlijk meer) water opnemen dan die waar de knoppen verwijderd zijn. In het afgebeelde geval (fig. 39) bedroeg dit in de cylinders ($a + b$) ongeveer 4 $\times$ zooveel als in ($c + d$.) [1])
Wij zien hier mee samengaan een aanmerkelijk verschil in den wortelgroei, een verschil, dat waarschijnlijk nog grooter zou zijn, indien niet bij de stekken in c en d de nevenoogen zich waren gaan ontwikkelen, zooals bij c dicht onder de kurk en bij d iets lager zichtbaar is. Een dergelijk geval zou ons er licht toe brengen aan de meerdere wateropname der stekken ($a + b$) een groote beteekenis toe te kennen.

Ziet men echter, dat in verschillende gevallen ook tusschen de groepen e en f (waarbij immers geen sprake is van opname van vloeibaar water) een duidelijk verschil ten gunste van e aanwezig is, dan begint men aan deze conclusie te twijfelen. Inder-

---

[1]) Het verschil is grooter dan de photo doet vermoeden: in de cylinders a en b is 20 c.M^3. water bijgevoegd om de vloeistof op pijl te houden, in c en d slechts 10 c.M^3.

daad meen ik, uit het geheel der verschijnselen te mogen afleiden, dat de grootere wateropname der knopdragende stekken niet de hoofdoorzaak is van de sterkere wortelontwikkeling en wel op grond van het volgende:

1°. Er is volstrekt geen parallelisme tusschen beide verschijnselen waar te nemen. In sommige gevallen (zooals bij *Salix amygdalina)* gaat een aanmerkelijk sterkere wortelgroei samen met een groot surplus aan waterverbruik, in andere gevallen echter een groot surplus met een gering verschil in den wortelgroei (b.v. *Salix discolor*) of hoegenaamd geen verschil (*Salix rotundifolia*); in weer andere (b.v. *Salix nigricans*, zie fig. 40) namen wij bij (*a* + *b*) een aanmerkelijken voorsprong in de wortelvorming waar, gepaard met een gering surplus aan waterverbruik. Bovendien is de bedoelde invloed niet zelden reeds waar te nemen vóór er een noemenswaard verschil in wateropname is. Dit was b.v. bij *Salix nigricans* het geval. Ook de knoplooze stekken nemen water op en verschil met de knopdragende treedt in den regel eerst op, wanneer de loten eenige ontwikkeling bereikt hebben. Het schijnt dus, dat de loten het water, dat zij voor hun eerste ontwikkeling noodig hebben, aan het takje onttrekken, zonder dat dit onmiddellijk een prikkel is tot verhoogde opname aan de basis. In een enkel geval was gedurende den geheelen tijd van de proef het waterverbruik gelijk en desondanks de voorsprong in de wortelvorming bij (*a* + *b*) onmiskenbaar. Zoo b.v. bij *Salix laurifolia* (fig. 41), 15 dagen na het inzetten der proef. Dit is goed in overeenstemming met het voorafgaande: de ontwikkeling der scheuten was, zooals de afbeelding toont, nog betrekkelijk gering.

2°. In twee gevallen (*Salix alba vitellina* en *Salix aurita*), waarbij de wortels uitsluitend dicht nabij de basis, dus aan het ondergedompelde deel optraden, was niettemin een duidelijke voorsprong bij (*a* + *b)* waar te nemen. Men kan moeilijk aannemen, dat bij dit ondergedompelde deel de meerdere wateropname van veel beteekenis is. Het surplus was bovendien bij *Salix alba* slechts gering (11 : 9). Bij *Salix aurita* was het grooter; na 10 dagen was de verhouding 22 : 12. De voorsprong in de wortelvorming was gering en verdween later geheel, zoodat zelfs de knoplooze stekken (*c* + *d*) iets in het voordeel kwamen ten gevolge van de ontwikkeling der nevenoogen (zie het verslag der proeven, pag. 125 en 126).

3°. De reeds genoemde gevallen, waarbij de groep *e* een duidelijken voorsprong vertoonde boven *f*, waarbij wateropname

uitgesloten is, zoo b.v. bij *Salix pulchra, Salix nigricans* en *Salix rotundifolia.*

4°. De invloed door de nevenknoppen uitgeoefend.

Ik heb, ten einde dezen nader te onderzoeken, een proef ingesteld met eenjarige stekken van *Salix amygdalina,* die ik hier eenigszins uitvoeriger dien te beschrijven. Deze, 13 April ingezet, bestond uit:

Cylinder *a* en *b*; bij 6 stekken werden alle knoppen weggesneden; inrichting der proef overigens als bij de vorige (zie bldz. 117).

Cylinder *c* en *d*; bij 6 stekken werden bovendien de nevenknoppen vernietigd, door aanboren met een dikke naald. Na verloop van twee weken (28 April) bleek, dat het vernietigen der nevenknoppen gelukt was; bij *c* en *d* was er nagenoeg geen uitgeloopen. Alle stekken hadden rijkelijk wortels gevormd. Oppervlakkig gezien leek het verschil gering, doch door telling en meting kwam het duidelijk aan het licht:

Cylinder *a* en *b*.

Stek 1),	24	wortels,	te zamen	83,35 c.M.
„ 2),	16	„	„ „	46,15 „
„ 3),	20	„	„ „	50,70 „
„ 4),	20	„	„ „	47,50 „
„ 5),	28	„	„ „	86,50 „
„ 6),	19	„	„ „	71,50 „
	127	wortels	„ „	385,70 c.M.

Cylinder *c* en *d*.

Stek 1),	26	wortels,	te zamen	49,— c.M.
„ 2),	17	„	„ „	33,25 „
„ 3),	10	„	„ „	23,— „
„ 4),	13	„	„ „	31,— „
„ 5),	21	„	„ „	28,75 „
„ 6),	11	„	„ „	32,25 „
	98	wortels	„ „	197,25 c.M.

De invloed der nevenknoppen uit zich dus in het aantal der wortels (5 : 4) en sterker nog, in hun gemiddelde lengte (3 : 2). Niettemin blijkt het waterverbruik bij de stekken $(c + d)$ nog iets grooter te zijn dan bij $(a + b)$. De ontwikkeling der nevenknoppen was nog slechts gering. De langste scheutjes waren $\pm$ 1 c.M. lang; er was nog geen sprake van ontplooiing der blaadjes.

Zooals reeds meer gebleken is, hebben de jonge loten op dit stadium nog geen merkbaren invloed op de wateropname. De invloed op de wortelontwikkeling is echter onmiskenbaar. Dit laatste is m. i. wel een sterke steun voor de opvatting, dat de meerdere wateropname, niet de verklaring geeft voor den gunstigen invloed der knoppen op den wortelgroei.

Deze stekken werden vervolgens opnieuw op de gewone wijze in cylinders met water geplaatst; zij vormden weder wortels. Na eenige weken werden deze weder afgesneden en gemeten. De gezamenlijke lengte van $(a + b)$ verhield zich nu tot die van $(c + d)$ als 124,2 : 36,3.

De proeven met *Populus* hebben betrekking op de volgende soorten: *P. trichocarpa, P. Simoni, P. thevestina, P. alba, P. nigra var. pyramidalis.*

De resultaten komen in hoofdzaak overeen met de in het voorafgaande voor *Salix* vermelde. De wijze waarop de wortels optreden maakt het waarschijnlijk, dat bij de drie eerstgenoemde soorten wortelbeginsels aanwezig zijn, wellicht ook bij *Populus nigra* var. *pyramidalis*, doch waarschijnlijk niet bij *Populus alba.* De wortelvorming is hier zwak en beperkt zich tot het onderste gedeelte van de stek, hoofdzakelijk dicht nabij de basis. (Zie verder Hoofdstuk V).

Ook hier gaat een voorsprong in de wortelvorming der knopdragende stekken in den regel samen met een (grooter of kleiner) surplus in waterverbruik. Op dezelfde gronden als bij *Salix* meen ik echter te moeten besluiten, dat deze meerdere wateropname niet de primaire oorzaak is van de sterkere wortelproductie. Zoo vond ik bij *Populus Simoni* na 11 dagen een vrijwel gelijke wortelontwikkeling met een aanmerkelijk surplus in de wateropname, welke bij de knopdragende bijna het dubbele bedraagt van die der knoplooze. Bij *Populus thevestina* vond ik bij gering verschil in waterverbruik (de verhouding was hier 23 : 19) een duidelijken voorsprong in de wortelproductie der knopdragende stekken; dit was echter ook op te merken bij de groep *e*, vergeleken met *f*. Bij *Populus nigra* var. *pyramidalis* vond ik na 11 dagen een voorsprong in de wortelvorming van $(a + b)$, zonder surplus in de wateropname; na 20 dagen was de voorsprong aanmerkelijk geworden (zie fig. 44), bij een gering surplus.

Daar de resultaten dezer proeven dus geheel in overeenstemming zijn met het reeds voor *Salix* vermelde, behoef ik er niet lang bij stil te staan en kan voor de details verwijzen naar het verslag der proeven aan het eind van dit hoofdstuk. Ik wil alleen

een enkel punt, dat mij niet van belang ontbloot schijnt, nog releveeren:

In een enkel geval trad er een vrij aanzienlijke basale callusvorming op, niettegenstaande de basis steeds onder water was en het watercontact in het algemeen ongunstig op de callusvorming schijnt te werken, zoo bij *Populus nigra*. Ook deze callusvorming was bij de knopdragende stekken aanmerkelijk krachtiger dan bij de knoplooze. Bij *Populus trichocarpa* deed zich nu het feit voor, dat aanvankelijk alleen wortels optraden op morphologisch bepaalde plaatsen, blijkbaar uit wortelbeginsels ontstaan. In de productie dezer wortels was geen verschil tusschen de knoplooze en de knopdragende zichtbaar. Na eenigen tijd (2 à 3 weken) begonnen echter aan de basis der stekken talrijke wortels, blijkbaar als zuivere nieuwvormingen op te treden. In de productie dezer „wondwortels" was nu een belangrijk verschil tusschen de knopdragende en de knoplooze waar te nemen. Men zou geneigd zijn hieruit af te leiden, dat de invloed der knoppen zich vooral doet gelden op het eerste aanleggen der wortels en dientengevolge van minder beteekenis is voor den groei der wortels, die uit gepraeformeerde beginsels ontstaan. Wij hebben echter reeds in talrijke gevallen gezien (vooral bijv. bij *Ribes nigrum*), dat ook op het uitgroeien dezer beginsels het verwijderen der knoppen veelal een nadeeligen invloed heeft. De verklaring van het genoemde verschijnsel zal m. i. daarom in andere richting te zoeken zijn: Aan de vorming der basale wortels (de wondwortels) gaat vaak de vorming van een basaalcallus vooraf. Hiermede is niet gezegd, dat deze wortels uit het callus hun oorsprong nemen. Men ziet in den regel, dat de wondwortels onmiddellijk boven het callus, zijdelings ontspringen. Wellicht is dus het uitblijven van de vorming der basale wortels bij deze knoplooze stekken hier een direct gevolg van de zeer geringe vorming van basaal callus, terwijl dit laatste blijkbaar is toe te schrijven aan het verwijderen der knoppen. Wij namen dit zelfde waar in andere gevallen, b.v. bij *Ribes rubrum* (zie Hoofdstuk IV).

Bij *Populus Simoni* deed zich het verschijnsel voor, dat het wegnemen van alle knoppen de callusvorming aan de knopwonden sterk bevorderde. Vergelijken wij de stekken der cylinders *a* en *c* (zie fig. 42), dan zien wij bij de drie stekken rechts op vele dezer wonden groote callusknobbels, in ongeveer drie weken ontstaan, terwijl deze bij de stekken links ook op die gedeelten, welke zich in den cylinder bevonden en van knoppen beroofd waren, geheel ontbreken. Sommige dezer callusknobbels gaven reeds spoedig het aanzijn aan adventief-spruiten, zooals

fig. 43 (Pl. XVIII) toont. Deze photographie [1]) werd 25 dagen na het inzetten der proef genomen. Duidelijk is nu zichtbaar, dat ook deze adventiefspruiten, en vermoedelijk zelfs reeds de apicale callusknobbels, eveneens de wortelproductie bevorderen. Wanneer wij, zooals op fig. 43 geschied is, de stekken der cylinders *c* en *d* op volgorde plaatsen naar mate hunner wortelontwikkeling (1 de zwakste, 6 de sterkste), dan zien wij, dat N°. 6 reeds een vrij krachtige spruit gevormd heeft (*s*); ook bij 5 is een spruitje zichtbaar, doch veel kleiner; bij 4 zien wij een krachtigen callusknobbel (*c*), waarvan de eenigszins naar boven gepunte vorm doet vermoeden, dat er reeds een spruit is aangelegd; opvallend is hier de geringe vertakking der wortels vergeleken met 5 en 6. (Een dergelijken invloed der loten op de vertakking zullen wij in sterkere mate terugvinden bij *Vitis*; zie Hoofdstuk VII). 3, 2 en 1 toonen de afnemende callus- en wortelvorming). Het lijkt mij een nader onderzoek waard of inderdaad reeds zeer kleine adventiefspruiten (zooals *s* bij n°. 5) een merkbaren invloed op de wortelproductie kunnen hebben. Wanneer men dit zou verbinden met een onderzoek naar de anatomische differentatie in deze callusknobbels, zou het wellicht ook inzicht kunnen verschaffen in den aard van dezen invloed en de wijze waarop (of de banen waarlangs) hij wordt voorgeplant.

Verslag der proeven met eenjarige stekken van Salix en Populus.

De wijze, waarop deze proeven waren ingericht is reeds beschreven (zie pag. 117).

Salix amygdalina.

Ingezet 31 Maart, de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$, bovendien ook *e* en *f*.

7 April. De knoppen loopen krachtig uit, talrijke loten van 3 à 4 c.M., ook katjes.

Het waterverbruik van $(a + b)$ is bijna $4 \times$ zoo groot als van $(c + d)$; vermoedelijk staat dit wel in verband met de snelle ontwikkeling der loten.

De wortelvorming van $(a + b)$ is aanmerkelijk voor bij $(c + d)$; bij $(a + b)$ talrijke wortels waaronder van 1 à 1,5 c.M.

---

[1]) Ter toelichting van deze afbeelding diene, dat niet de geheele stekken gephotographeerd zijn, doch alleen die deelen, die zich onder de kurk (dus binnen den cylinder) bevonden; de boveneinden — waaraan niets bijzonders was waar te nemen — zijn afgesneden. De proef werd 11 April ingezet, de photo is 6 Mei genomen.

Zij komen in de nabijheid der knoppen voor den dag; hun plaatsing en snelle ontwikkeling wijst er op, dat zij uit wortelbeginsels ontstaan; bij (*c* + *d*) eerst slechts een enkel worteltje zichtbaar.

Tusschen de groepen *e* en *f* is geen verschil waar te nemen; bij beide een begin van wortelvorming.

11 April. De wortels bij (*a* + *b*) groeien snel (zie fig. 39); vele zijn reeds 4 à 5 c.M. lang. Bij (*c* + *d*) slechts geringe wortelontwikkeling, hoofdzakelijk onder water. Nevenoogen beginnen uit te groeien, vooral boven de cylinders. Verschil in waterverbruik als voren. Geen verschil tusschen *e* en *f*.

Salix pulchra.

Ingezet 31 Maart; de groepen (*a* + *b*), (*c* + *d*), *e* en *f*.

8 April. Vergelijking van (*a* + *b*) met (*c* + *d*) toont een zeer gering surplus in wateropname bij (*a* + *b*); de knoppen beginnen uit te loopen (scheutjes van 1 à 2 c.M.), geen verschil in wortelgroei; in alle vier de cylinders zijn opzwellingen zichtbaar en hier en daar begint een wortel voor den dag te komen.

Tusschen *e* en *f* is een onmiskenbaar verschil ten gunste van *e*. Bij *e* zijn op vele plaatsen (links en rechts van de knoppen) dikke opzwellingen zichtbaar, bij *f* niet.

De plaatsing der opzwellingen en wortels wijst op gepraeformeerde beginsels.

12 April. Het verschil tusschen *e* en *f* is thans nog grooter geworden: de stekken *e* vertoonen alle sterke verdikkingen en ook reeds vele worteltjes (tot 5 m.M. lang), bij *f* geen enkel worteltje en nog weinig duidelijke opzwellingen.

Vergelijking tusschen (*a* + *b*) en (*c* + *d*) geeft voor het waterverbruik een verhouding 22 : 16.

In de wortelproductie is een duidelijk verschil ten gunste van (*a* + *b*) op te merken: het aantal en de lengte der wortels overtreft dat van (*c* + *d*), bovendien zijn ze bij (*a* + *b*) reeds hooger op aan de stekken zichtbaar. Bij (*c* + *d*) beginnen echter de nevenoogen te ontwikkelen; boven de kurk zijn op bijna iederen knoop twee scheutjes van 2 à 3 m.M. zichtbaar. Het is niet twijfelachtig, dat ook deze hun invloed op den wortelgroei zullen uitoefenen. Om dit na te gaan worden bij *c* alle scheutjes weggesneden.

15 April. Het verschil in wortelproductie tusschen (*a* + *b*) en (*c* + *d*) is nog duidelijker; ook blijft *c* merkbaar achter bij *d*.

De 6 stekken (*a* + *b*) hebben thans opgenomen 32 c.M^3, de 6 andere (*c* + *d*) 23 c.M^3.; er is dus een surplus van 9 c.M^3. water. (*a* + *b*) heeft vele scheuten tot ± 10 c.M. lang. Het gezamenlijke

gewicht daarvan bedraagt 4,22 gram. Wanneer we mogen aannemen, dat de transpiratie der jonge scheuten (in het donker gevormd en met zeer geringe bladontwikkeling) onbeduidend is, volgt hieruit, dat een deel van het surplus zich in de stekken moet bevinden.

De waarnemingen bij de groepen *e* en *f* wijzen er echter op, dat dit niet de hoofdoorzaak van den sterkeren wortelgroei is, immers *e* toont een duidelijken voorsprong bij *f*. Weliswaar is de wortelvorming bij *e* vrijwel op dezelfde hoogte blijven staan (als 12 April), doch ook *f* vertoont thans nog ternauwernood opzwellingen. Sporen van uitdroging of afsterving vertoonen deze stekken nog niet. Bovendien is thans *d* merkbaar voor bij *c*, terwijl het waterverbruik gelijk is; bij *d* hebben zich echter nu talrijke nevenoogen tot scheutjes van 0,5 à 1 c.M. lengte ontwikkeld.

Salix alba vitellina britzensis.

Ingezet 23 Maart, alleen de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$.

8 April geen verschil in waterverbruik tusschen $(a + b)$ en $(c + d)$. Begin van wortelvorming (opzwellingen) in alle cylinders, knoppen bij $(a + b)$ nog slechts weinig ontwikkeld.

12 April. Het waterverbruik van $(a + b) : (c + d) = 11 : 9$. Er is dus een gering surplus bij $(a + b)$, die nu tevens een iets sterkere wortelproductie vertoont. Er treden bijna alleen wortels onder water of vlak er boven op. De knoppen beginnen bij $(a + b)$ nu krachtig uit te loopen. De ontwikkeling der nevenoogen bij $(c + d)$ is gering.

Salix nigricans.

Ingezet 23 Maart; de groepen $(a + b)$, $(c + d)$, *e* en *f*.

8 April. Waterverbruik van $(a + b)$, en $(c + d)$ nagenoeg gelijk (een zeer gering surplus bij $(c + d)$).

Bij vergelijking der cylinders *a* en *d*, waarbij het waterverbruik volkomen gelijk is (niettegenstaande de knoppen bij *a* krachtig beginnen uit te loopen), is geen verschil in de wortelvorming waar te nemen. Worteltjes van 1 à 2 m.M. beginnen overal (op de gewone plaatsen in de omgeving der knoppen, doch bovendien ook vrij veel op andere plaatsen aan de internodiën) door te komen. Ook *b* stemt hier vrijwel mee overeen. Alleen de stekken *c* zijn merkwaardigerwijze alle drie merkbaar achter, zonder dat hiervan een oorzaak is op te geven: de stekken (zie fig. 40) zijn even krachtig als de andere en nemen even sterk water op. Bij deze stekken zijn wel hier en daar opzwellingen, doch nergens is een worteltje zichtbaar.

11 April. Het waterverbruik van $(a + b)$ en $(c + d)$ is thans gelijk. De wortelvorming van $(a + b)$ is duidelijk voor bij $(c + d)$. Ook de scheuten beginnen zich bij $(a + b)$ krachtig te ontwikkelen; verscheidene zijn reeds $\pm$ 3 c.M. Tusschen *e* en *f* is een duidelijk verschil ten voordeele van *e*.

13 April. $(a + b)$ heeft nu een gering surplus in waterverbruik. Dit surplus schijnt dus eerst op te treden, wanneer de scheuten een zekere grootte bereikt hebben. Voordat dit verschil optrad, was er echter reeds een voorsprong in de wortelvorming (11 April). Fig. 40 toont de cylinders *a* en *c*, waar een aanmerkelijk verschil in wortelvorming met een onbeduidend verschil in waterverbruik samengaat.

Salix rotundifolia.

Ingezet 1 April; de groepen $(a + b)$, $(c + d)$, *e* en *f*.

8 April. Er is een duidelijk verschil in waterverbruik: $(a + b) : (c + d) = 20 : 8$ in verband hiermede staat wel de reeds krachtige scheutontwikkeling bij $(a + b)$. Er is geen verschil in wortelontwikkeling waarneembaar tusschen $(a + b)$ en $(c + d)$, evenmin tusschen *e* en *f*.

13 April. Aanmerkelijk verschil in waterverbruik:
$(a + b) : (c + d) = 41 : 19$.

In de wortelvorming is geen verschil ten gunste van $(a + b)$ waar te nemen; wel vertoont *e* eenigen voorsprong tegenover *f*. Blijkbaar zijn de wortelbeginsels hier krachtig ontwikkeld. Het lijkt me waarschijnlijk, dat het hieraan toegeschreven moet worden, in verband tevens met een vrij sterke ontwikkeling der nevenoogen (aan het boven de kurk uitstekende deel), dat hier de invloed van de knoppen niet aan den dag komt, ondanks het zooveel grootere waterverbruik.

Salix aurita.

Ingezet 11 April; alleen de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$.

11 April. De knopdragende $(a + b)$ nemen meer water op dan de andere, doch het verschil is gering. Het zijn uitsluitend katjesknoppen, die zich niet zeer snel ontwikkelen. Nog geen wortel- of opzwellingen zichtbaar.

13 April. Bij twee stekken in de cylinder *a* beginnen geheel onderaan, onder water een paar worteltjes door te komen. De geringe wortelontwikkeling maakt het waarschijnlijk, dat hier geen wortelbeginsels aanwezig zijn.

21 April. Het waterverbruik wijst een vrij groot verschil aan: $(a + b) : (c + d) = 22 : 12$.

De wortels ontwikkelen zich uitsluitend aan het ondergedompelde deel, dicht bij de basis en naar het schijnt niet op morphologisch bepaalde plaatsen. Het is bij (*a* + *b*) belangrijk sterker dan bij (*c* + *d*). Opmerkelijk is, dat bij (*a* + *b*) uitsluitend katjesknoppen aanwezig waren. Deze hebben zich nu tot katjes ontwikkeld. Blijkbaar hebben dus ook deze bloemscheuten denzelfden bevorderenden invloed op den wortelgroei als vegetatieve loten.

28 April. De voorsprong in de wortelvorming van (*a* + *b*) is geheel verdwenen. Zelfs schijnen nu (*c* + *d*) iets voor te zijn. Dit laat zich ongedwongen verklaren, door het feit, dat bij (*a* + *b*) thans de katjes beginnen te verdrogen en af te vallen en zich hier geen nevenoogen hebben ontwikkeld, terwijl bij (*c* + *d*) zich een aantal nevenoogen gaan ontwikkelen.

3 Mei is dit nog duidelijker waar te nemen. Bij (*a* + *b*) zijn nu de meeste katjes verdroogd en afgevallen. Bij (*c* + *d*) hebben zich bij 4 stekken nevenoogen ontwikkeld, waarvan 2 reeds vrij krachtig (een heeft één scheut van 2 à 3 c.M., de andere twee wat kleinere scheuten). Vooral deze beide onderscheiden zich ook door sterkeren wortelgroei, steeds echter beperkt tot het ondereind.

Salix laurifolia.

Ingezet 1 April. Alleen de groepen (*a* + *b*) en (*c* + *d*); daar er weinig materiaal is, in elk der cylinders *a* en *c* slechts 2 stekken.

11 April. Bij alle stekken is onder water begin van wortelvorming zichtbaar; de knopdragende zijn duidelijk iets voor. Het waterverbruik is gelijk.

13 April. 't Zelfde beeld, duidelijker; het waterverbruik blijft merkwaardig gelijk, wat verband houdt met de langzame ontwikkeling der scheuten. De wortelvorming is duidelijk voor bij (*a* + *b*), wat zich o. a. hierin uit, dat bij (*a* + *b*) reeds verscheidene wortels boven het water optreden. Hun plaatsing wijst op de aanwezigheid van wortelbeginsels; tot nu toe bijna uitsluitend links en rechts van den knop, voorts een enkele vlak er boven; bij (*c* + *d*) bijna alleen wortels onder water, een enkele begint vlak er boven door te komen.

15 April. Het waterverbruik der cylinders (*a* + *b*) blijft volkomen gelijk aan dat van (*c* + *d*). De afbeelding (fig. 41) toont niettemin een duidelijken voorsprong in wortelvorming bij *a* en *b*.

Het betrekkelijk langzame uitloopen der knoppen (in 14 dagen) is eveneens zichtbaar.

Salix discolor.

Ingezet 3 April; alleen de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$.

11 April. Vrijwel alle stekken vertoonen begin van wortelvorming en ook reeds enkele langere wortels, hoofdzakelijk onder water of dicht er boven. Er is geen duidelijk verschil tusschen $(a + b)$ en $(c + d)$; het waterverbruik is iets grooter.

15 April. Het waterverbruik is thans $(a + b) : (c + d) = 2 : 1$. Het aanmerkelijk surplus der knopdragende stekken laat zich verklaren uit den betrekkelijk snellen groei der loten en ontplooiing der blaadjes.

De wortelvorming is bij $(a + b)$ aanmerkelijk voor; de wortels treden hier thans ook veel hooger op, bij sommige stekken over de geheele lengte, nabij de knoppen. Dit wijst op de aanwezigheid van wortelbeginsels.

Salix regalis.

Ingezet 3 April, alleen de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$.

11 April. De meeste stekken vertoonen begin van wortelvorming en ook reeds enkele langere wortels, hoofdzakelijk onder water of dicht er boven. Opvallend is het regelmatig optreden van een wortel vlak boven den knop.

In de wortelvorming is een geringe voorsprong bij $(a + b)$ waar te nemen; deze hebben ook een iets grooter waterverbruik.

15 April. Hetzelfde beeld, duidelijker. Het verschil in wortelproductie is thans zeer duidelijk; deze snellere groei heeft blijkbaar plaats onder invloed van de zich ontwikkelende loten. In den cylinder *d* bevindt zich één stek, die eveneens sterken wortelgroei vertoont. Dit is tevens diegene, waarbij een aantal nevenknoppen zich krachtig ontwikkelen.

Opmerking: Deze soort is volgens SCHNEIDER (Handbuch der Laubholzkunde) een variëteit van *S. alba*; zij gedraagt zich echter, wat de wortelvorming betreft, geheel anders dan *S. alba vitt. britz.*

Populus nigra var. pyramidalis. (Zie fig. 44.)

Ingezet 11 April, de groepen $(a + b)$, $(c + d)$, *e* en *f*.

22 April is het waterverbruik in de 4 cylinders $a = 3{,}2$ c.M^3.; $b = 3{,}2$ c.M^3.; $c = 3{,}6$ c.M^3.; $d = 2{,}7$ c.M^3.

Opvallend is het geringe waterverbruik in 11 dagen.

Er is geen noemenswaard verschil tusschen de beide groepen: $(a + b) : (c + d) = 64 : 63$.

Wortels zijn in alle cylinders opgetreden, hoofdzakelijk onder water of dicht er boven. Er is een geringe, doch onmiskenbare voorsprong in wortelvorming bij $(a + b)$ t.o. van $(c + d)$. *a* heeft

de sterkste wortelvorming (langere en hooger op), *d* de geringste.

Vergelijking van de groepen *e* en *f* toont aan, dat *e* ook in wortelvorming een geringen voorsprong heeft bij *f*; doch vooral ook in callusvorming. Deze is basaal bij *e* aanmerkelijk sterker dan bij *f*; apicaal hebben bij *e* 3 van de stekken callus gevormd, bij *f* geen enkele.

26 April is het waterverbruik in de 4 cylinders:

a: 5,6 c.M³.; *b*: 5,6 c.M³.; *c*: 6,0 c.M³.; *d*: 5,0 c.M³.

Hetzelfde beeld van 22 April, doch duidelijker.

De wortels bij *e* en *f* ontwikkelen zich niet verder; het verschil tusschen deze groepen wordt dan ook niet duidelijker.

1 Mei is het verbruik: $a = 11{,}2$ c.M³.; $b = 10{,}7$ c.M³.; $c = 10{,}0$ c.M³.; $d = 7{,}6$ c.M³.

Het verschil in wortelvorming is nu nog aanmerkelijk grooter dan op 26 April. Wel hebben ook bij $(c + d)$ de meeste stekken wortels gevormd, doch veel zwakker. Ook de callusvorming is bij $(c + d)$ veel geringer dan bij $(a + b)$.

Bij het meerendeel der knopdragende stekken beginnen thans ook basale wortels in een krans onmiddellijk boven het callus (ook wel uit het callus zelf?) op te treden; bij de knoplooze niet.

4 Mei. De „wondwortels" ontwikkelen zich snel; dientengevolge is thans de totale wortelvorming van $(a + b)$ aanmerkelijk grooter dan van $(c + d)$.

Populus alba.

Ingezet 11 April; alleen de groepen $(a + b)$ en $(c + d)$.

22 April. Waterverbruik: *a*: 6,5, *b*: 5,0, *c*: 7, *d*: 1,5 c.M³.

Het geringe waterverbruik van *d* is opvallend; ten deele misschien te verklaren uit het feit, dat deze stekken wat dun zijn.

De wortelvorming is over het geheel zeer gering en tot het ondereind beperkt, er is een klein verschil ten gunste van $(a + b)$. Hier is bij 4 van de 6 stekken een worteltje zichtbaar, 3 à 5 m.M. lang; bij $(c + d)$ nog geen enkel.

26 April.

Waterverbruik: *a*: 10,4, *b*: 8, *c*: 8,4, *d*: 1,8 c.M³.

Bij *a* en *b* beginnen de scheuten zich sterk te ontwikkelen; zij beginnen ook meer water op te nemen.

1 Mei. De wortelvorming blijft gering. Er is een klein verschil ten gunste van $(a + b)$:

in cylinder *a*	hebben alle 3 st.	een wortel	gevormd	)	dus
„ „ *b*	heeft 1 st.	„	„ „	)	4 : 6
„ „ *c*	hebben 0 st.	„	„ „	)	dus
„ „ *d*	heeft 1 st.	„	„ „	)	1 : 6

Het waterverbruik werd op 3 Mei bepaald:
a : 20,8, *b* : 17, *c* : 12,6, *d* : 3,8 c.M^3.
Uit de geringe wortelvorming, tot het ondereind der stekken beperkt, is waarschijnlijk af te leiden, dat bij deze soort geen wortelbeginsels aanwezig zijn.

Populus trichocarpa.

Ingezet 11 April, aldus:
Groep *a*, knopdragend, 3 stekken in een cylinder, op de gewone wijze.
Groep *c*, knoppen verwijderd, 3 stekken in een cylinder, op de gewone wijze.
Groep *b*, knopdragend, 3 stekken (b^1, b^2, b^3), ieder afzonderlijk in kleinen cylinder.
Groep *d*, knoppen verwijderd, 3 stekken (d^1, d^2, d^3), ieder afzonderlijk in kleinen cylinder.

Daar bij voorafgaande bepaling blijkt, dat deze cylinders vrij nauwkeurig overeenstemmen, wordt hier 't waterverbruik alleen in deelstrepen (m.M. papier) aangegeven.
22 April. De waterstand (aanvankelijk bij alle 1) is nu:
a : 1,6; *c* : 1,54;
b^1 : 1,27; b^2 : 1,35; b^3 : 1,46
d^1 : 1,65; d^2 : 1,60; d^3 : 1,45

Bij alle wortelvorming; er is geen noemenswaard verschil tusschen $(a + b)$ en $(c + d)$; evenmin tusschen *e* en *f*.
Opvallend is het, dat het waterverbruik der *d*'s gemiddeld nog hooger is dan van de *b*'s. Dit is misschien te verklaren uit het feit, dat de stekken bij de *d*'s gemiddeld wel iets forscher zijn. Toch is het verschil gering en het is wel eigenaardig, dat het waterverbruik bij de *b*'s, waar de knoppen krachtig uitloopen, nog aanmerkelijk geringer is dan bij de *d*'s.
5 Mei. *a* : 2,2; *c* : 1,9. Het waterverbruik verhoudt zich dus als 4 : 3. Het verschil is opvallend gering, als men bedenkt, dat *a* zeer krachtige spruiten gevormd heeft aan alle drie de stekken.
In wortelvorming is thans een merkbare voorsprong bij *a*; ook in de callusvorming is een typisch verschil (zie bij *Pop. Simoni*). Deze voorsprong komt echter niet tot uiting bij die wortels, waarvan wij mogen veronderstellen, dat ze uit wortelbeginsels ontstaan zijn. Zelfs heeft deze vorming over het geheel nog wat hooger plaats dan bij *a*. Daarentegen is de wortelgroei nabij het ondereind bij *a* krachtiger, vooral de wondwortels (op de grens van callus en schors).

Waterstand van *b* en *d*:

b^1 : 1,9; b^2 : 2,1; b^3 : 2,1

d^1 : 2,1; d^2 : 2,1; d^3 : 1,8

De *b*'s hebben dus thans in waterverbruik de *d*'s ingehaald. Wat wortel- en callusvorming betreft, geldt typisch hetzelfde als voor *a* en *c*.

Populus Simoni.

Ingezet 11 April; *a*, *b*, *c* en *d* op de gewone wijze in 4 cylinders.

22 April was het waterverbruik:

a : 10,1, *b* : 7,45, *c* : 6,3, *d* : 3,4 c.M^3.

Er is dus een aanmerkelijk verschil in wateropname.

Wortelvorming treedt bij alle op, zonder waarneembaar verschil.

4 Mei. (waterverbruik niet genoteerd); het lijdt echter geen twijfel, dat, nu de knoppen zich zijn gaan ontwikkelen, het verschil tusschen (*a* + *b*) en (*c* + *d*) nog grooter zal zijn.

Het verschil in wortelvorming is niet groot; het uit zich vooral dáárin, dat bij (*a* + *b*) de wortels wat hooger aan de stekken optreden.

Het verschil tusschen *a* en *c* (zie fig. 42) is vrij duidelijk ten gunste van *a*; daarentegen onderscheidt *d* zich door een sterken groei en vertakking van de onderste wortels (onder water). Ongetwijfeld staat dit in verband met het volgende: Zooals fig. 42 duidelijk toont, is er een ander frappant verschil: bij de knoplooze (*c*) heeft zich op vele van de wonden (in het bijzonder op dàt deel van de stek, hetwelk zich binnen den cylinder bevond) een krachtig callus gevormd; bij de knopdragende (*a*) is dit niet het geval. Op sommige plaatsen, speciaal in cylinder *d* beginnen zich nu uit dit callus nieuwe spruiten te vormen en het vermoeden ligt voor de hand, dat de sterkere wortelvorming met het optreden van deze laatste in verband staat (zie fig. 43).

Populus thevestina.

Ingezet 25 April. De groepen (*a* + *b*), (*c* + *d*), *e* en *f*.

6 Mei is de waterstand (cylinders gelijk van diameter): *a* : 1,6; *b* : 1,55; *c* : 1,5; *d* : 1,45.

Het verschil in wateropname. is dus vrij gering (= 23 : 19). In wortelvorming is er een zeer duidelijk verschil ten gunste van (*a* + *b*). Hier hebben reeds alle stekken wortels gevormd; bij (*c* + *d*) slechts 3 van de 6; bovendien zijn zij hier korter.

De knoppen hebben zich bij (*a* + *b*) reeds ontwikkeld tot scheutjes met blaadjes.

Ook *e* is vóór bij *f:* bij *e* zijn reeds talrijke verdikkingen zichtbaar, vooral onderaan (polariteit), bij *f* nergens.

9 Mei is het verschil tusschen $(a + b)$ en $(c + d)$ zeer duidelijk; gemeten was het:

Groep	No.	Gezamenlijke lengte der wortels:
a	1	15,6 c.M.
	2	4,8 „
	3	13,5 „
b	1	19,25 „
	2	16,15 „
	3	26,5 „
	a en *b*, 6 stekken:	95,80 c.M.
c	1	4,1 c.M.
	2 en 3	0,— „
d	1	7,8 „
	2	2,6 „
	3	1,1 „
	c en *d*, 6 stekken:	15,6 c.M.

Dus $a + b$ ruim 6 $\times$ zooveel.

HOOFDSTUK VII

VITIS VINIFERA

MORPHOLOGISCHE WAARNEMINGEN.

Wanneer men eenjarige takjes van de druif, voorzien van een of meer knoppen op de gewone wijze stekt (b.v. in vochtig zand) treedt in den regel krachtige wortelvorming op; dikwijls, doch volstrekt niet altijd gepaard met basale callusvorming. Gewoonlijk vormen de wortels vrij spoedig een dichten bos aan het ondereind, waarin geenerlei regelmaat te bespeuren is. Toch blijkt bij nader onderzoek, vooral wanneer men de wortelvorming ook in de beginstadiën nagaat, dat ook hier de regelmaat geenszins ontbreekt en dat de wijze waarop de wortels optreden, nauw verband houdt met den anatomischen bouw van den stengel en voorts ook sterk beïnvloed wordt door de knoppen. Wij zullen ons daarom ook met de anatomie van dezen stengel even moeten bezighouden.

Reeds eenige voorloopige waarnemingen leerden, dat ook bij de druif de wortels typisch in overlangsche reeksen optreden, zonder dat men kan zeggen, dat bepaalde plaatsen in 't bijzonder voor de wortelvorming gepraedisponeerd zijn. Er zijn dus wel bepaalde longitudinale banen, waarlangs de wortelvorming plaats vindt, op deze banen zelf echter hebben alle punten in gelijke mate het vermogen tot wortelvorming. Met groote waarschijnlijkheid volgt hier reeds uit, dat er bij de druif geen wortelbeginsels voorhanden zijn, doch dat de wortelvorming verband houdt met den geheelen anatomischen bouw en het ligt voor de hand ook hier in de eerste plaats aan de mergstralen te denken. We zullen aan deze daarom in het bijzonder aandacht schenken.

De morphologie van den druivestengel heeft aanleiding gegeven tot zeer uiteenloopende beschouwingen, neergelegd in een omvangrijke literatuur. De meest gangbare opvatting is, naar ik meen, thans die, welke door BRAUN en EICHLER is geformuleerd. (Zie ENGLER und PRANTL, Die natürliche Pflanzenfamilien; III^{er} Teil, 5^{e} Abt.) Volgens deze auteurs is de druivestengel te beschouwen als een sympodium. De hoofdstengel zet zich telkens voort in de rank, het (naar boven) volgende internodium, schijnbaar de voortzetting van de hoofdas, is inderdaad een zijtak, in den oksel van het op den knoop geplaatste blad. Het is hier niet de plaats

op de verschillende bezwaren, die tegen deze beschouwing zijn ingebracht, in te gaan. Ik moet echter op het eigenaardige feit wijzen, dat als regel (echter niet zonder afwijkingen) telkens 2 rankdragende knoopen met 1 rankloozen afwisselen, zoodat men moet aannemen, dat telkens een eenbladig sympodiumlid met een tweebladig afwisselt.

Wat den anatomischen bouw betreft, deze vertoont geheel een lianen-karakter en wel het *Aristolochia*-type: „Alle *Vitis*-Stämme folgen im Wesentlichen den Typus der *Aristolochien* und *Clematis*. Die primären Markstrahlen laufen als lange mehr — oder vielschichtige Gewebestreifen durch die Internodiën und zerklüften, mit interfascicularen Cambien in die Dicke wachsend und nach aussen breiter werdend, den Holzkörper in zahlreiche, die primären Holzbündel fortsetzende Lamellen, die nun weiterhin durch secundäre, den primären ähnliche breite Markstrahlen weiter zerklüftet werden. Wie bei *Clematis* treten zerstreut in den breiten Strahlen schräge dünne Verbindungsstränge trachealer Natur auf, welche die Holzplatten in Communication setzen." (SCHENCK, Breiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, IIer Teil, 1893, p. 137.) Ondanks hun sterke ontwikkeling bevatten de mergstralen (volgens STRASBURGER: Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, p. 239) slechts één soort van elementen. Ze zijn meestal in radiale richting gestrekt en op tangentiale doorsnede vijf- à zeshoekig. Zij zijn alle even sterk verdikt en communiceeren met de vaten door dwarsgestrekte stippels. Ook met het phloeemparenchym staan zij, door middel van talrijke poriën in verbinding. Hier zijn de elementen dunner van wand. Radiale intercellulairen vindt men over het geheele verloop in het inwendige van den mergstraal.

Jonge, nog groene, en krachtig groeiende loten van de druif vertoonen, min of meer duidelijk, op de internodiën een aantal ribben. Vervolgt men de sterkst ontwikkelde daarvan omhoog (zie fig. 47 en 50) dan blijkt, dat zij meerendeels zich bij den eerstvolgenden knoop ombuigen, bijeen komen en zich in den bladsteel verliezen. Het is duidelijk, dat zij uitwendig het verloop der bladspoorbundels verraden. De ribben worden bij deze jonge stengels hoofdzakelijk gevormd door collenchymstrengen. Wanneer de stengels dikker worden, meer verhouten en zich bruin kleuren, zijn deze ribben gewoonlijk alleen vlak onder de bladeren nog goed zichtbaar, meer omlaag kan men ze veelal echter vervolgen als donkerbruine strepen, waartusschen nog een fijnere streping zichtbaar is. Het aantal dezer ribben bij één blad behoorende is niet constant. Men telt er in den regel vijf, zes of zeven; ook wel meer.

Volgens D'ARBAUMONT (1881), is het oorspronkelijke aantal vijf: vijf ongeveer even sterke bundels vormen normaliter in den stengel het bladspoor, één bundel welke uitkomt aan de basis van den bladsteel, in het mediane vlak van de stengelas en vier laterale bundels, in paren aan de flanken van den stengel geplaatst. Hierin kunnen echter verschillende wijzigingen optreden. Zoo komt het vaak voor, (vooral bij krachtige stengels), dat de mediane bundel verschoven is en min of meer teruggeduwd aan de basis van den axillairen knop. Hierbij kan dan een „supplementaire" bundel optreden, waardoor de onparige symmetrie verloren gaat. Het aantal bundels kan zelfs nog grooter worden; men vindt er soms wel zeven of acht aan de basis van sterk ontwikkelde bladeren; doch het kan ook tot vier gereduceerd worden. „La symétrie impaire du groupe paraît avoir fait place à la symétrie paire". Toch heeft ook in dit geval de bladsteel wel een medianen vaatbundel; deze wordt gevormd, aan de basis van den knop, door anastomose van de twee naastbijzijnde bundels. In zeer krachtige stengels vindt men in plaats van 5 bladspoorbundels er vaak 10 of 12, twee aan twee geplaatst in de gewone symmetrische plaatsing. Behalve eenige zeldzame uitzonderingen hebben de vaatbundels een constant parallel verloop, over hun geheele traject, hetgeen vaak zeer lang is, daar het niet minder dan twee of drie internodiën beslaat. Zij verdwijnen, door zijdelingsche vereeniging met jongere bundels, op de hoogte van een knoop.

De beschrijving van D'ARBAUMONT geeft — al is zij ook niet zoo nauwkeurig als men zou wenschen — althans een indruk van de groote mate van veranderlijkheid, die er in de anatomischen bouw van den druivenstengel en in het bijzonder in de bladspoorbundels heerscht. In ons verband is hoofdzakelijk van beteekenis de sterke ontwikkeling van de primaire mergstralen en hun onafgebroken verloop over een of meer internodiën. Nauwkeurige opgaven hierover (speciaal wat betreft het feit of de mergstralen zich ook door de nodi onafgebroken voortzetten) heb ik in de literatuur niet aangetroffen. Daar het mij voorkwam, dat dit punt in verband met de plaatsing der wortels aan de stekken, van eenig belang was, heb ik getracht mij van het verloop der vaatbundels en de begeleidende mergstralen, in verband met de uitwendig waarneembare ribben of lijnen een voorstelling te vormen, door het in eenige internodiën en nodi aan een reeks van doorsneden na te gaan. Ik koos hiervoor een eenjarige loot, krachtig en vrij dik, doch nog groen en met duidelijk ontwikkelde ribben.

Op een doorsnede door het internodium I (fig. 46) zijn de vijf bladspoorbundels van het aan den top van dit internodium

geplaatste blad zichtbaar: a^1, b^1, c^1, d^1 en e^1. De mediane c^1 is verdubbeld (c^1r en c^1l). Met deze bundels correspondeeren de uitwendig zichtbare ribben (zie fig. 47, de bovenste doorsnede, I). Aan de linker zijde van de doorsnede (fig. 46) vindt men een aantal kleine bundels, die zich omhoog, naar de rank begeven. Van de bladspoorbundels, van het één hooger geplaatste blad zijn, zonder nader onderzoek, er alleen twee (gemerkt ×) als zoodanig herkenbaar. Zij zijn wat krachtiger en correspondeeren met door collenchym versterkte ribben. Een doorsnede door het onderste deel van den knoop, aan het boveneind van het internodium I (fig. 45) toont de bundels a^1—e^1, die hier uit het verband van den houtcylinder treden; de beide bundels c^1 liggen hier nog vlak bij elkaar. De beide vaatbundels (×) ter weerszijde van de doorgesneden basis van de rank zijn ook hier duidelijk zichtbaar. In het algemeen valt voorts op te merken, dat de vaatbundels hier kleiner van omvang zijn (ook het lumen der vaten is aanmerkelijk nauwer) en neiging vertoonen zich in kleinere bundels te splitsen. Vervolgen we nu de ribben naar omlaag, dan zien we (uitwendig, fig. 47), dat b^1, c^1 (dubbel) en d^1 zich onafgebroken over den rankloozen knoop voortzetten op het volgend internodium. In de doorsneden door dezen knoop ziet men dan ook deze vier vaatbundels met de hun begeleidende mergstralen onafgebroken doorloopen en in de doorsnede door het volgend internodium (fig. 48) zijn ze alle terug te vinden. De ribben e^1 en a^1 eindigen daarentegen op den eerstgenoemden knoop. In de opeenvolgende coupes door dezen knoop zien wij de bladspoorbundels van het blad 2 (fig. 47 bl. 2) optreden en zich voegen tusschen de andere. Hierbij blijkt (fig. 48 en 53), dat tusschen e^2 en a^1 nog één bundel ligt; a^1 splitst zich en de beide deelen vereenigen zich met de vaatbundels ter weerszijden. Aan de tegenovergestelde zijde (fig. 49) splitst zich de bundel (m), welke door één bundel (n) van e^1 gescheiden is; a^2 schuift zich in tusschen de beide takken van m, waarvan de kleinste zich met n vereenigd. Verder omlaag in den knoop zien wij ook e^1 versmelten met n + (m). De bundel a^1, zoowel als de beide begeleidende mergstralen verdwijnen dus in den knoop. De bundel e^1 (zie fig. 48), is aanwezig als deel van den naast a^2 liggenden bundel. Een van de beide mergstralen, welke e^1 begrenzen, zet zich dus nog voort door den knoop, doch aanmerkelijk versmald. Aan het buitenoppervlak vinden wij de ribben a^2 en e^2, in overeenstemming met den anatomischen bouw, ongeveer in het verlengde van e^1 en a^1; deze beide laatste bevinden zich echter meer naar de zijde van het blad, dat op den knoop is ingeplant. Wij zien dus, dat van het internodium II de eene helft (rechts op

fig. 47 en 48) niets is dan de voortzetting van het internodium I; de andere helft is echter geheel gewijzigd door het optreden der bundels a^2—d^2.

Vervolgens ging ik aan een serie doorsneden het verloop der vaatbundels en mergstralen na in den naar onderen volgenden knoop, welke een blad en een rank (r) droeg. Beginnen wij met de bladbundels uit het internodium I afkomstig, dan zien wij het volgende:

b^1. De bundel n (zie fig. 51), naast b^1 liggend, splitst zich en tusschen deze beide takken schuift zich b^3. b^1 vereenigt zich met den eenen tak. De eene mergstraal eindigt dus in dezen knoop, de andere nog niet, doch spoedig wordt deze zeer smal, zooals de doorsnede door het internodium III (fig. 52 ×) toont. Van de beide thans optredende mergstralen, die b^3 begrenzen, ligt er één bijna in het verlengde van de bij b^1 behoorende. Uitwendig ligt de rib b^3 ongeveer in het verlengde van b^1 (fig. 50).

c^1r. De links naast c^1r liggende bundel splitst een tak af (fig. 51), die zich met c^1r vereenigt. Deze bundel deelt zich en c^3 schuift zich tusschen deze beide takken in. De kleine tak van c^1r vereenigt zich met den aangrenzenden bundel (aangegeven op fig. 51 door de beide pijltjes). De beide bij c^1r behoorende mergstralen eindigen dus in dezen knoop. De mergstralen links en rechts van c^3 liggen echter nagenoeg in het verlengde van c^1r (zie ook fig. 52). In overeenstemming hiermede zien we uitwendig de rib c^3 in het verlengde van c^1r.

c^1l is in den knoop reeds zeer in omvang afgenomen en vereenigt zich daar zoowel links als rechts met een afsplitsing van de beide naburige vaatbundels, zoodat er weder een zwaardere bundel ontstaat. Deze splitst zich verder omlaag en tusschen de beide takken schuift zich nu d^3 in (fig. 51). De beide mergstralen, behoorend bij c^1l, eindigen dus in dezen knoop, doch nagenoeg in het verlengde vinden wij die, welke bij d^3 behooren. Uitwendig zien wij ook de rib d^3 (althans bovenaan) ongeveer in het verlengde van c^1l.

d^1 vereenigt zich eveneens naar links en rechts met vaatbundelvertakkingen (fig. 51). De op deze wijze gevormde bundel vereenigt zich verder naar onderen nog met den naar links aangrenzenden bundel. De bij d^1 behoorende mergstralen eindigen derhalve in dezen knoop.

Samenvattend kunnen wij dus zeggen, dat de mergstralen, behoorend bij b^1, c^1 (r en l) en d^1 na twee internodiën continu doorloopen te hebben, in dezen knoop eindigen, maar dat nagenoeg in het verlengde van b^1, en c^1 weder primaire mergstralen aan te treffen zijn, behoorende bij b^3, c^3 en d^3.

Vervolgen wij nu de bladbundels uit het internodium II: b^2 en c^2 met de begrenzende mergstralen loopen continu door den knoop en zetten zich dus onafgebroken voort, ter weerszijden van de rank verloopend (fig. 50 en 51); a^2 splitst eerst een tak af, die zich met den naar links volgenden bundel vereenigt (fig. 51 ,α). Iets lager vereenigt hij zich naar rechts met een kleinen bundel (de kleine bundel rechts van a^2, op fig. 51 zichtbaar). De vaatbundel m splitst zich iets lager en tusschen beide vertakkingen schuift zich e^3r in (fig. 54 en 55). De rechter tak van m vereenigt zich met den bundel, die naar rechts reeds met α vereenigd is. Meer naar onderen hebben er nog meer versmeltingen plaats, zoodat wij op de doorsnede door het internodium III (fig. 52) tusschen d^3 en e^3 slechts vijf bundels aantreffen. De bundel a^2 en de hem begeleidende mergstralen eindigen dus in dezen knoop, na slechts één internodium doorloopen te hebben. Op de afbeelding van dezen knoop (fig. 50) zien wij dan ook a^2 op den knoop eindigen.

e^3 (welke dubbel is) ligt iets meer naar de zijde van de rank. Ongeveer in het verlengde van a^2 vinden wij hier nog een flauwe rib. (fig. 50 ×, ook op de doorsnede III, fig. 52 zichtbaar), die als een voortzetting van a^2 beschouwd kan worden.

d^2 splitst zich in den knoop en tusschen de beide vertakkingen, waarvan de een aanmerkelijk zwakker is dan de andere, schuift zich a^3 in. De kleinere tak (fig. 50 δ) vereenigt zich met den aangrenzenden bundel. Van de beide d^2 begrenzende mergstralen eindigt dus de een in den knoop, de andere zet zich in internodium III nog voort, doch aanmerkelijk verzwakt (zie fig. 52). Doch nagenoeg in het verlengde treden nu de mergstralen op, die a^3 begrenzen. Uitwendig vinden wij dan ook de rib a^3 in het verlengde van d^2; e^2 splitst zich eveneens in twee takken, van ongelijken omvang, die zich links en rechts met de aangrenzende bundels vereenigen. Ook de hierbij behoorende mergstralen eindigen dus in dezen knoop.

Samenvattend kunnen wij dus zeggen, dat van deze vijf paren mergstralen (a^2—e^2), de bundels b^2 en c^2 aan de zijde van de rank, om de basis daarvan zich voortzetten op het volgend internodium, evenzoo die van d^2 (behalve de zwakke mergstraal aan de eene zijde); doch vrijwel in het verlengde vinden wij hier die van a^3, terwijl de laterale a^2 en e^2 in den knoop eindigen.

Gaan wij thans na welke regelmatigheden bij de wortelvorming optreden. In de eerste plaats bleek bij eenige voorloopige proeven, dat de wortels hoofdzakelijk of bij voorkeur gevormd worden aan de zijde, waar zich de knop bevond. Dit was vooral duidelijk bij stekken met één knop en lange internodiën. Daarbij werden

gevallen waargenomen, waar de wortelvorming 12 à 14 c.M. onder den knop optrad en daarbij geheel beperkt tot den sector, waarin de knop geplaatst was. Bij stekken met twee knoppen bleek soms — wanneer de bovenste knop zich krachtig ontwikkelde en de onderste weinig of niet — dat de genoemde invloed zich ook over een grooter aantal internodiën, over een afstand van 15 à 20 c.M. deed gevoelen. Het scheen alsof, ten gevolge van het ontwikkelingsproces van den knop, in het geheele naar onderen aangrenzende internodium aan de zijde van den knop een toestand intrad, die gunstig was voor de wortelvorming. Hierop kom ik in het volgende hoofdstuk terug. Terwijl dus niet zelden de wortels uitsluitend in knopzijdige reeksen optraden, vond ik in andere gevallen de wortels alzijdig rondom de basis, doch krachtiger ontwikkeld aan de zijde van den knop. Bij deze proeven, meerendeels in het voorjaar genomen in een warme kas, liep de knop in den regel krachtig uit en ik schreef dan ook de eenzijdigheid in de wortelvorming aanvankelijk geheel toe aan den invloed van den zich ontwikkelenden knop en veronderstelde, dat de stengel zelf symetrisch is t. o. van de wortelvorming. Spoedig echter deden zich gevallen voor, die hieraan deden twijfelen. Zoo vond ik bij de 2e proef met eenjarige druivestekken, dat van 8 knoplooze stekken er (na 6 weken) slechts één wortels gevormd had en wel 2 krachtige, zuiver knopzijdige wortels; onder de 8 stekken met ingegipste knoppen was er één (groep 3, n°. 4), waarbij zich de eenige krachtige wortel juist aan de tegenovergestelde zijde van den knop bevond. Teneinde dit punt nader te onderzoeken deed ik eenige proeven met een groot aantal van hun knoppen beroofde stekken. Ofschoon de uitkomsten hiervan niet steeds in alle opzichten overeenstemden, meen ik, dat als algemeene conclusie toch het volgende gewettigd is:

De eenzijdigheid in de wortelvorming, die wij bij vele druivestekken waarnemen, moet grootendeels toegeschreven worden aan een physiologischen invloed, door den uitloopenden knop uitgeoefend; doch ook afgezien hiervan, is in vele gevallen een bevoorrechting bemerkbaar van de beide sectoren, waarin knop en rank geplaatst zijn. Zoo bleek bij 38 (op de 62) knoplooze stekken met één knoop (waarboven een klein en waaronder een groot internodiumstuk), die na 10 weken wortels gevormd hadden, dat vele daarvan een duidelijke eenzijdigheid in de plaatsing der wortels vertoonden, vooral diegene, die zich door krachtige wortelvorming onderscheidden. Krachtige wortels vond ik hier bijna altijd aan de knopzijde of juist daartegenover. (Zie het verslag van de 3de proef met eenjarige druivestekken, pag. 167). Een verschil in de beide zijden was hierbij niet waar te nemen.

Ik leidde hieruit af, dat in het internodium zoowel de sector van den (weggenomen) knop, als ook die van den knop, welke aan den stengel één hooger geplaatst was, merkbaar bevoorrecht is, wat de wortelvorming betreft en wel beide in gelijke mate. Uit het feit, dat bij stekken met één (tijdens de proef uitloopenden) knop de wortels in den regel sterk éénzijdig en wel knopzijdig optreden, volgt dan, dat door dit proces de wortelvorming in den sector, waarin de knop geplaatst is, weder sterk bevorderd wordt boven den tegenovergestelden. Plaat XXI geeft een illustratie van deze proef. Fig. 58 toont twee stekken, waarvan de knoppen verwijderd zijn (de plaats is aangegeven door het kruisje); bij de een zijn zij zuiver knopzijdig, bij de ander aan de tegenovergestelde zijde geplaatst. Fig. 57 toont ter vergelijking twee stekken, waarvan de knoppen intact waren gelaten. Ook hier is zichtbaar, dat de wortelvorming hoofdzakelijk tot twee vrij smalle sectoren beperkt is; de sterke bevoorrechting van den knopsector is eveneens onmiskenbaar. Bij vergelijking van de figuren 58 en 57 merkt men voorts karakteristieke verschillen op: bij de knoplooze stekken zijn de wortels veel geringer in aantal, opgehoopt nabij de basis, dikker, stijver en weinig of niet vertakt. Wij komen hierop in het volgende hoofdstuk terug.

Een andere proef (zie bldz. 152) met 44 eenknoopige stekken, waarvan de knop verwijderd was, gaf een eenigszins afwijkend resultaat. Van deze 44 stekken hadden er na 7 weken (10 Mei—29 Juni) 41 wortels gevormd; hiervan viel bij 22 stekken de bevoorrechting van de beide genoemde sectoren op te merken. In dit geval was echter de bevoorrechting van de knopzijde duidelijker n.l. bij 13 exemplaren, terwijl bij 7 de tegenovergestelde zijde de sterkste wortelvorming toonde; bij 2 exemplaren waren de beide sectoren ongeveer in gelijke mate bevoorrecht.

Bij 50 tweeknoopige stekken, waarvan eveneens de knoppen verwijderd waren, was een duidelijke bevoorrechting van de genoemde sectoren niet waar te nemen. Dit moet echter waarschijnlijk in hoofdzaak toegeschreven worden aan het feit, dat de wortelvorming hier reeds te ver was voortgeschreden, toen de stekken nagezien werden.

Ten slotte dan nog een waarneming aan 21 tweeknoopige stekken, waarvan de beide knoppen verwijderd waren. Deze stekken hadden in den tijd van bijna 5 weken (31 Oct.—3 Dec.) meerendeels krachtige wortels gevormd, geheel in strijd met de vorige waarnemingen. (Zie hoofdstuk VIII, pag. 156 en het verslag van de 6de proef, pag. 171.) Twintig stekken vertoonden wortelvorming; bij 10 gelijkmatig rondom de basis, bij 7 met een maximum in den sector van den bovensten knop, hieronder ver-

scheidene zeer duidelijk en enkele slechts gering; 1 met een maximum in den sector van den ondersten knop en 1 met twee duidelijke maxima in de beide tegenovergestelde sectoren. (Zie de tabel, p. 172 en 173.)

Uit deze verschillende waarnemingen volgt m. i. dat er zonder twijfel een zekere bevoorrechting bestaat van de beide genoemde sectoren.

Ten einde de plaatsing der longitudinale wortelreeksen nauwkeurig na te gaan, heb ik opnieuw stekproeven ingezet met knopdragende stekken. Deze vielen in het najaar en het begin van den winter en het bleek nu, dat — ook al waren de stekken in een verwarmde kas (20 ° à 22 °) geplaatst — de knoppen geruimen tijd geen spoor van ontwikkeling vertoonden, blijkbaar onderworpen aan dezelfde periodiciteit als aan de intacte plant. Wortelvorming vertoonden ze echter wel, zoodat reeds na 4 à 5 weken vele krachtige wortels hadden.

In zekeren zin staan dus deze proeven in tusschen de vermelde met stekken met uitloopende knoppen en stekken, waarvan de knoppen verwijderd waren. Ook hierbij was een sterke eenzijdigheid (knopzijdigheid, zooals bij de stekken met uitloopende knoppen) niet waar te nemen, zooals uit het volgende zal blijken; zoodat er niet aan te twijfelen valt, dat de sterke bevoorrechting van de knopzijde in hoofdzaak een gevolg is van het uitloopen der knoppen. Ik kom op deze proeven in het volgende hoofdstuk nog terug en wil hier alleen vermelden, wat in morphologisch opzicht beteekenis heeft.

Zooals ik in den aanhef van dit hoofdstuk opmerkte, kan men, wanneer men de wortelvorming nagaat, in de beginstadiën opmerken, dat de wortels min of meer duidelijk in longitudinale reeksen optreden en het vermoeden werd geuit, dat deze reeksen correspondeeren met de primaire mergstralen. Ik heb bij 18 stekken, die gedurende 6 weken (2 October—12 November) in vochtig zand gestekt waren, de plaatsing der wortels nagegaan. Bij een uitwendig onderzoek, waarbij ik zoo nauwkeurig mogelijk de van den knoop uitgaande lijnen (welke de bladspoorbundels aangeven) naar omlaag volgde, bleek nu, dat in den regel de krachtigste wortels optraden aan weerszijden van deze lijnen en men mag dus reeds op grond hiervan aannemen, dat zij correspondeeren met de mergstralen, die deze bundels begrenzen.

Eveneens vond ik wortels aan de andere zijde, aan weerszijden van de lijnen, die van den één hooger geplaatsten knop omlaag gaan; ook deze waren soms zeer krachtig. Weliswaar waren de wortels niet geheel beperkt tot deze lijnen; ook daartusschen traden somtijds krachtige wortels op. In den regel waren de

wortels aan de zijde van den knop het sterkst en in vele gevallen vond ik de langste wortels bij de meer mediaan gelegen lijnen; een vaste regel was dit echter niet.

Een nauwkeurig anatomisch onderzoek van de ontwikkeling der wortels lag buiten de grenzen van mijn onderzoek. Ik heb echter van eenige stekken van de ondereinden, voor zoover er wortelvorming zichtbaar was, reeksen van doorsneden gemaakt, waarbij de uitwendige waarnemingen bevestigd werden. Niettegenstaande de druif zeer gemakkelijk wortels vormt, vindt men geen spoor van wortelbeginsels. De wortels treden uitsluitend tegenover de mergstralen op. Fig. 56 toont een doorsnede nabij de basis van een der genoemde stekken. Men ziet hier (wat in 't bijzonder blijkt bij vergelijking met een coupe door 't boveneind van hetzelfde internodium), dat het cambium werkzaam geworden is en in het tijdsverloop van 6 weken tusschen het phloeem en het hout een weefsellaag gevormd heeft; ook het schorsweefsel heeft zich verdikt, hier en daar vrij aanmerkelijk. Door vergelijking met doorsneden dicht onder den knoop kan men met zekerheid de ligging der bladspoorbundels (*a*—*e*) vaststellen; voorts kan men, alleen reeds op het microscopisch beeld afgaande, met vrij groote zekerheid de bundels β, γ en δ aangeven als afkomstig van het één hooger geplaatste blad. Op de doorsnede is nu tegenover één der mergstralen van *a*, *c* en β een wortel zichtbaar; bij *d* tegenover beide mergstralen. Ten slotte is bij γ en *e* op de met een kruisje gemerkte plaatsen reeds begin van wortelvorming zichtbaar, door celdeelingen, waardoor de phloëemgroepen uiteen worden gedrongen.

Echter blijkt ook, wanneer men op deze wijze eenige series door ziet, dat de wortels wel bij voorkeur, doch niet uitsluitend tegenover deze mergstralen optreden; ook tegenover andere mergstralen vindt men ze soms krachtig ontwikkeld. Over het verband tusschen het optreden der wortels en de ligging der mergstralen in 't algemeen behoeft — na hetgeen hier vroeger over gezegd werd — niet verder uitgeweid te worden. Het feit echter, dat genoemde mergstralen bevoorrecht zijn boven de andere, behoeft nog verklaring. Men kan over het geheel niet zeggen, dat deze stralen breeder zijn dan de andere. De afbeelding (fig. 56) zou misschien eenigszins dezen indruk kunnen geven, in 't algemeen echter kon ik geen verschil van eenige beteekenis waarnemen. Ook onder de andere ziet men er soms, die door hun breedte opgevallen; in sommige gevallen ziet men dan weliswaar juist tegenover deze breedere mergstralen ook wortels optreden, in andere gevallen echter ontwikkelt zich weder een wortel tegenover een mergstraal, die volstrekt niet opvallend breed is.

De verklaring moet m. i. gezocht worden in het volgende: De mergstralen, die (in fig. 56) de bundels *a*, *b*, *c*, *d*, en *e* begrenzen, vormen een paar, dat zich — wanneer men het naar boven vervolgt — vereenigt en in den eerstvolgenden knoop uitloopt in de breede parenchymverbinding tusschen schors en merg. Duidelijk is dit b.v. aangegeven in de door JEFFREY (1917) gegeven diagrammen. Het diagram van een ontschorst stamstuk (fig. 273, *c*) toont de breede mergverbindingen („leaf rays" bij JEFFREY), „much elongated below and separated by a median process of wood into pairs of rays". Uit het diagram van fig. 274 blijkt, dat ook nog boven den bladbundel de mergverbinding zich uitbreidt. Het diagram van fig. 274 *a*, toont „The foliar traces, seven in number, clearly subtended by a greater or less depth of storage parenchym"; in het volgende diagram (fig. 274 *b*) ziet men, dat ook nog boven den bladbundel de mergverbinding zich uitbreidt. Het is duidelijk, dat deze breede mergverbindingen in de eerste plaats zelf groote hoeveelheden reservemateriaal bevatten (bij de stekken waarvan ik in December, doorsneden maakte, vond ik deze weefsels propvol met zetmeel) en in de tweede plaats ook een snellen aanvoer uit het merg en de schors mogelijk maken.

Hetzelfde geldt voor de mergstraalparen β, γ en δ; alleen moeten wij deze nog een internodium verder naar omhoog doorloopen om (in den volgenden) knoop de breede mergverbindingen te bereiken.

Toch zijn ook alle waarnemingen hier nog niet mede te verklaren. Men zou b.v. op grond hiervan kunnen verwachten, dat men bij stekken met één knoop (waarvan de knop verwijderd was) een aanmerkelijk sterkere bevoorrechting van de knopzijde zou vinden — immers aan de tegenovergestelde zijde ontbreken de mergverbindingen. In één geval (zie de proef met 44 stekken, genoemd op bldz. 140) viel hiervan nu wel iets te bemerken (bij 13 exemplaren een maximum aan de knopzijde, bij 7 aan de tegenovergestelde zijde); in een ander geval (proef met 62 stekken, zie bldz. 139) was geen verschil tusschen de beide zijden waar te nemen. Evenmin laat zich verklaren, waarom bij de proef met de tweeknoopige stekken (zie bldz. 139) er 7 waren met een duidelijk maximum in den sector van den bovensten knop en slechts één met een maximum correspondeerend met den ondersten knop.

Ook het verschijnsel in het algemeen — de bevoorrechting der beide genoemde sectoren, óók bij knoplooze stekken — is op de genoemde anatomische gronden nog niet verklaard, want de meer lateraal gelegen mergstraalparen hebben evenzeer de breede mergverbindingen in den knoop. Ik wil er alleen op wijzen, dat

de meer mediaan gelegen bundels meer een samenhangend geheel schijnen te vormen; zoo zagen wij (bldz. 138) van de vijf paren mergstralen (a^2—e^2) de lateralen a^2 en e^2 in den knoop eindigen, terwijl b^2 en c^2 zich voortzetten op het volgend internodium, terwijl wij vrijwel in het verlengde van de bundels d^2, die van a^3 aantroffen.

Alleen echter door een veel grooter aantal stekproeven (waaronder ook met internodiumstukken zonder knoop) en een uitgebreid anatomisch onderzoek zou men dit in bijzonderheden kunnen nagaan.

HOOFDSTUK VIII

VITIS VINIFERA

PHYSIOLOGISCHE WAARNEMINGEN

Zooals in het voorgaande hoofdstuk reeds werd vermeld, is de invloed der knoppen ook hier groot. Het wegnemen der knoppen belemmert in hooge mate de wortelvorming. Zoo werd bij 24 stekken (gestekt in een zeer vochtig gehouden mengsel van zand en zaagsel en geplaatst in een kweekkastje bij ongeveer 20 °) na verloop van twee maanden (30 November—29 Januari) waargenomen:

12 stekken, knoppen intact, alle krachtige wortelvorming;

12 stekken, knoppen verwijderd, 11 geheel zonder wortelvorming (uitwendig waarneembaar), 1 met zwakke wortelvorming. De wortels traden hoofdzakelijk op aan de zijde waar zich de knop bevond.

Later bleek nu weliswaar, dat in dit geval het verschil tusschen de beide groepen buitengewoon groot was, de invloed van het verwijderen der knoppen was echter in den regel duidelijk bemerkbaar.

Eenige voorloopige waarnemingen gaven den indruk, dat de al of niet aanwezigheid van den knop op zich zelf van weinig beteekenis is en dat derhalve de waargenomen invloed in hoofdzaak is toe te schrijven aan een inwerking, samengaande met het uitloopen van den knop op het er onder zich bevindende stengelstuk, door de zich ontwikkelende loot. Voorts scheen er uit te volgen, dat door dit proces in het geheele naar onderen aangrenzende internodium aan de zijde van den knop een toestand intreedt, die gunstig is voor de wortelvorming.

Op de volgende wijzen werd dit nu nader onderzocht:

E e r s t e p r o e f met eenjarige stekken van van *Vitis*.

De opzet was in het kort deze: er werden een aantal tweeknoppige stekken gesneden, zóó dat boven den bovensten knop een klein, onder den ondersten knop een groot internodiumstuk zich bevond. Bij de helft van deze stekken werden de knoppen ingegipst, bij de andere helft niet. Daarna werden zij met het ondereind 2 à 3 c.M. in water geplaatst. De bedoeling was nu na eenigen tijd alle stekken te halveeren, ten einde na te gaan of er iets te bemerken viel van den invloed der knoppen op de nieuw

gevormde basis. Het was mogelijk, dat daarbij een verschil tusschen den invloed van den vrij zich ontwikkelenden en van den belemmerden knop aan het licht zou komen.

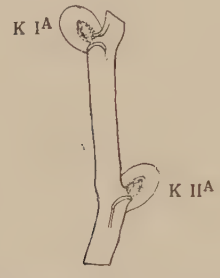
De details blijken uit het volgende overzicht [1]):

Proef met *60* stekken, waarvan 30 met ingegipste knoppen.

Ingezet *4 Februari.*

A. 30 stekken.

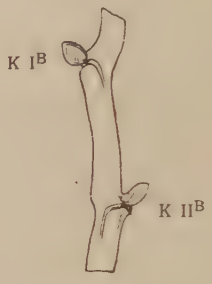
Beide knoppen ingegipst van 24 Februari—25 April.



Het ondereind 2 à 3 c.M. in water.

B. 30 stekken.

Beide knoppen niet ingegipst.



Het ondereind 2 à 3 c.M. in water.

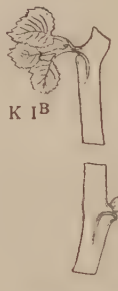
25 April knoppen ontgipst en stekken gehalveerd:

α. Knoppen laten zitten.

α Knoppen verwijderd.

25 April, stekken gehalveerd:

b. Knoppen en scheuten laten zitten.



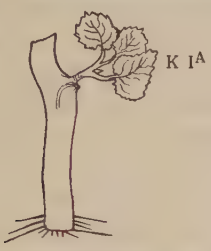
β Knoppen en scheuten verwijderd.

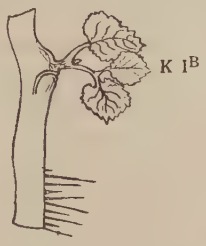
25 April. Alle stekken, 120 st. (8 × 15) opnieuw gestekt, met het ondereind eenige c.M. in vochtig mengsel van zand en zaagsel. Aan de oorspronkelijke basis nog geen wortelvorming zichtbaar.

---

[1]) Voor het uitvoerig verslag, zie aan het eind van dit hoofdstuk.

Na een maand (25 Mei) nagezien en de wortelvorming genoteerd; hieronder (schematisch) a bov. (L) en b bov. (R):





De resultaten van deze proef geef ik hier kort samengevat. Deze zijn het duidelijkst bij de bovenhelften, dus bij de stekken met nieuwgevormde basis.

Vergelijking van ($a + b$) met ($\alpha + \beta$) toont weder den sterk belemmerenden invloed van het verwijderen der knoppen op de wortelvorming: bij de eerstgenoemde krachtige wortelvorming, bij de laatstgenoemde geen of zeer zwakke. Uit deze zwakke wortelvorming bij de α en vooral bij de β blijkt, dat de nawerking van den knop (zoowel van den ingegipsten K.I^{A}, als van den vrij zich ontwikkelenden K.I^{B}) gering is. Toch schijnt deze niet geheel afwezig te zijn: β bov. heeft meer wortelvorming dan α bov., waaruit af te leiden is, dat de nawerking van K.I.^{B} sterker is dan van K.I^{A}. Ofschoon het verschil niet groot is, zie ik hierin een aanwijzing, dat de zich ontwikkelende knop in het naar onderen aangrenzende internodium een verandering teweeg brengt, die gunstig is voor de ontwikkeling van wortels (in het bijzonder aan de zijde waar zich de knop bevindt) en dat deze toestandsverandering met het wegnemen van den knop niet onmiddellijk verdwijnt.

Tusschen de *a*- en de *b*-groep, waar de wortelvorming zooveel krachtiger was, deed zich ook een belangrijk verschil van qualitatieven aard voor; dit verschil is in het overzicht reeds aangegeven door de beide bovenstaande schematische figuren. Ik moet het aan twee photo's (zie Pl. XXII) nader toelichten.

In de ontwikkeling van den knop (nu loot) K.I^{A} en K.I.^{B} was op 25 Mei geen noemenswaard verschil. Ook de ontgipsten K.I^{A} hadden zich nu krachtig ontwikkeld. In verband daarmede vertoonden beide groepen krachtige wortelvorming. Ofschoon hierin groote individueele verschillen optraden, viel bij het overzien der groepen in hun geheel zeer duidelijk op, dat bij de *a*-groep de wortels in den regel opgehoopt waren nabij de basis, bij de *b*-groep daarentegen typisch in zuiver knopzijdige reeksen. Fig. 59 toont twee typische exemplaren van *a* bov.; fig. 60 van *b* bov.

Dit opvallende verschil meen ik als volgt te moeten verklaren: De niet ingegipste knoppen (K.IB) hebben tijdens hun langzame ontwikkeling (van 4 Februari—25 April, uitgroeiend tot loten van 3 à 6 c.M.) in het aangrenzende internodium een eenzijdige (knopzijdige) toestandsverandering te weeg gebracht. Zeer waarschijnlijk heeft dit nog niet geleid tot het aanleggen van wortels, gegeven het feit, dat men onder deze omstandigheden zoover boven de basis van de stek en boven het vochtig substraat in den regel geen wortels ziet optreden en voorts, dat aan de oorspronkelijke basis (dus op de plaats, die door polariteit en uitwendige omstandigheden het meest begunstigd was) bij geen enkele stek nog wortels zichtbaar waren. De ingegipste knoppen (K.IA) hebben zich (4 Februari—25 April) volstrekt niet kunnen ontwikkelen en hebben dientengevolge ook niet de genoemde toestandsverandering teweeg gebracht. Nadat wij nu de stekken hebben doorgesneden en op nieuw gestekt en daardoor het internodium in voor de wortelvorming gunstige condities hebben gebracht, treedt deze laatste op. Hierbij doen zich (afgezien van de uitwendige) deze factoren gelden:

1°. de ontwikkeling der loten,

2°. de wondprikkel (aan de nieuwgevormde basis),

3°. de toestand waarin het internodium verkeert.

Bij de *a*-groep treedt nu een plotselinge verandering op wat den knop betreft. Deze, na geruimen tijd volkomen geremd te zijn, loopt snel uit, het regeneratieproces wordt sterk gepolariseerd: aan den top de sterke lootontwikkeling, rondom de basis krachtige wortelgroei.

Bij de *b*-groep zet de knop (KIB) eenvoudig zijn ontwikkeling voort, wellicht aanvankelijk eenigszins onderbroken door het halveeren van de stek. Hier wordt het proces minder sterk gepolariseerd, daarentegen doet zich de toestandsverandering van het internodium (ingetreden ten gevolge van de lootontwikkeling. van 4 Februari—25 April) sterk gelden en uit zich in de vorming der krachtige wortelreeksen aan de zijde van den knop. Daar echter de genoemde factoren samenwerken en zich bij de verschillende stekken in verschillende mate doen gevoelen, liggen tusschen deze uitersten allerlei overgangen. Zoo vindt men soms knopzijdige wortelreeksen met zwakke wortelvorming rondom de basis, of wel wortels alzijdig aan de basis, doch krachtiger ontwikkeld aan de zijde van den knop, enz. Het valt op, dat, terwijl zich tusschen de *a*- en de *b*-groep zulk een duidelijk verschil afteekent, het verschil tusschen de *a*- en de β-groep zoo gering is. Immers, bij het doorsnijden en herplanten der stekken

(25 April) bestond tusschen de *α*- en de *β*-groep volkomen hetzelfde verschil als tusschen de *a*- en de *b*-groep. Ongetwijfeld is dit een gevolg van het feit, dat door het wegsnijden der knoppen (respectievelijk loten), de wortelvorming zoozeer geremd werd bij beide groepen, dat een duidelijk onderscheid niet kon optreden. Wij mogen veronderstellen (lettend b.v. op den ingrijpenden invloed van het verwijderen der knoppen bij *Ribes nigrum*, waar krachtige wortelbeginsels aanwezig zijn), dat zelfs indien er in het internodium reeds wortels aangelegd waren, deze remming zóó sterk is, dat het verschil hier slechts zeer zwak tot uiting kon komen.

Tot nu toe beschouwden wij alleen de stekken gevormd uit de bovenhelften. De waarnemingen aan de onderhelften zijn van minder belang. Ik verwijs hiervoor naar het verslag van de proef (zie pag. 160) en wil hier alleen het volgende aanstippen: In de eerste plaats viel het op, dat de wortelvorming hier (dus aan de oorspronkelijke basis) aanmerkelijk geringer was dan bij de bovenhelften. Men zou geneigd zijn het tegendeel te verwachten. Het moet wel in verband staan met het feit, dat de knop zich minder krachtig ontwikkelde, ook na het halveeren. Nawerking van den knop I viel niet te bemerken. Tusschen de verschillende groepen teekenen zich in hoofdzaak dezelfde verschillen af als bij de bovenhelften, echter minder duidelijk. Ook dit laat zich gevoegelijk verklaren uit het feit, dat de ontwikkeling van de knop II^B veel zwakker was dan van I^B.

De stekken der *α*- en *β*-groepen worden weder gestekt en na een maand weer nagezien. Er zijn nu wat meer wortels gevormd en ook nu is er eenig verschil ten voordeele der *β*-groep.

De wortels der knoplooze stekken hebben steeds een zeer eigenaardig uiterlijk (fig. 61). Er worden aan iedere stek opvallend weinig wortels gevormd, vaak slechts 1, ook wel 2 of 3. Eenmaal ontstaan schijnen deze wortels zeer snel te kunnen groeien. Sommige stekken, die een maand geleden nog in 't geheel geen wortel hadden, vertoonen er nu een van 10 à 12 c.M. lengte. Zij zijn opvallend dik (3 à 4 m.M.), stijf en glad, zeer weinig vertakt en — te oordeelen naar het feit, dat er bijna geen zand aan blijft zitten — hebben zij weinig of geen wortelharen.

Kort samengevat demonstreeren de bij deze proef waargenomen verschijnselen dus in de eerste plaats weder de ingrijpende beteekenis van den knop en zijn ontwikkeling voor de wortelvorming. Dit uit zich quantitatief: het aantal wortels wordt sterk gereduceerd en de ontwikkeling vertraagd; en qualitatief: de geaardheid der wortels wordt sterk beïnvloed en vooral hun vertakking zeer gereduceerd. Bovendien uit

het zich in de plaats waar de wortels optreden. Het is waarschijnlijk gemaakt, dat er onder invloed van het ontwikkelingsproces van den knop in het internodium een eenzijdige toestandsverandering optreedt, die de wortelvorming begunstigt.

Tweede proef met eenjarige druivestekken.

Hiertoe werden 32 stekken gebruikt, ieder met één knop; onder den knop wordt een groot deel van het internodium gelaten (5 à 10 c.M.), er boven een stuk van 1 à 2 c.M. Zij werden verdeeld in de volgende vier groepen:

1. Knoppen intact.
2. „ „ , doch vlak onder den knop wordt een schorsstukje weggenomen, tot op het hout, 1 à 1,5 c.M. lang en over de helft van den omtrek.
3. Knoppen ingegipst.
4. „ verwijderd.

De stekken werden verticaal geplaatst met het ondereind (2 à 3 c.M.) in vochtig mengsel van zand en zaagsel. Het substraat werd bij deze proef vochtig gehouden doch niet dóór nat. Ingezet 13 December. Er trad hier dan ook in vele gevallen sterke basale callusvorming op.

Na 6 weken (31 Januari) was het resultaat:

Het nauwe verband tusschen de knopontwikkeling en de wortelontwikkeling wordt in 't algemeen bevestigd, er zijn echter uitzonderingen.

De ontwikkeling der wortels is bij 1 het krachtigst, bij 2 (en 4) zwak. Dit blijkt uit het volgende overzicht:

Groep 1. 6 ex. wortelvorming, bij de meeste krachtig.
1 ex. alleen callusvorming.
1 ex. afgestorven.

„ *2.* 2 ex. wortelvorming, waarvan 1 krachtig.

„ *3.* 8 ex. wortelvorming, waarvan:
1 ex. gipsverband verbroken, krachtige scheut- en wortelvorming.
2 ex. wortels beginnen door te komen.
3 ex. wortelvorming nog niet krachtig.
2 ex. wortelvorming krachtig.

„ *4.* 3 ex. wortelvorming, bij 2 daarvan hebben zich echter nabij de wond nog kleine knoppen ontwikkeld.

De vorming der wortels is nog geheel beperkt tot het ondereind der stekken; men vindt ze uitsluitend nabij het basale wondvlak, waar zij zijdelings, vlak boven het callus, voor den dag komen. In

dit geval vertoonen alle stekken met krachtige wortelvorming ook krachtige callusvorming, zoodat het schijnt alsof er nauw verband bestaat tusschen beide verschijnselen. Hierop kom ik aan het eind van dit hoofdstuk terug, en wil mij hier beperken tot de wortelvorming.

De beide bewerkingen, die ten doel hadden, de ontwikkeling van den knop te remmen, zijn over het geheel genomen geslaagd. In groep 2 is slechts bij 2 exemplaren de knop uitgeloopen; dit zijn tevens de eenige, die wortelvorming vertoonen. In groep 3 is bij zeven van de acht stekken het verband hard gebleven en zonder barsten. Slechts bij één exemplaar is het verbroken en de knop krachtig uitgeloopen; dit onderscheidt zich door sterke, knopzijdige wortelontwikkeling. De invloed van het ontwikkelingsproces van de loot is hierbij dus weer duidelijk waarneembaar. De stekken met de ingegipste knoppen (groep 3) zijn echter wat de wortelvorming betreft zeer merkbaar vóór bij die van groep 4 (knoppen verwijderd). Dit is te meer opvallend, waar bij het verwijderen der gipsverbanden blijkt, dat de knoppen hoegenaamd geen groei of werking vertoonen. Evenals bij *Ribes nigrum* (zie pagina 101) krijgt men dus ook hier den indruk, dat reeds de aanwezigheid van den knop de vorming der wortels bevordert. Wel is in dit verband opmerkelijk, dat ook bij de zes stekken van groep 2, waar de knop eveneens is blijven zitten, de wortelvorming zooveel geringer is, dan bij de groep met ingegipste knoppen. Een nader onderzoek zal moeten uitmaken, welke factoren hierbij in het spel zijn. Het is wel waarschijnlijk, dat de knop door het wegnemen van het schorsstukje meer geschaad wordt dan door het ingipsen. Reeds bleek (bij de voorafgaande proef), dat het ingipsen, zelfs gedurende twee maanden, de knoppen volstrekt niet schaadt; daarentegen is wel aan te nemen, dat de knop door het verwijderen van het schorsstukje blootgesteld is aan uitdrogen. Ook bestaat de mogelijkheid, dat de banen waarlangs de invloed van den knop zich (naar omlaag) doet gelden, geheel of gedeeltelijk door de operatie verbroken zijn. Wat de plaatsing der wortels betreft, is nog op te merken, dat in groep 1, bij vier van de zes exemplaren, welke wortels vormden, deze alleen aan de zijde van den knop zich bevinden, of althans opgehoopt aan dien halven omtrek en dat deze 't krachtigst zijn in den sector van den knop. Bij de beide andere is dit niet het geval; bij één bevinden zich zelfs de wortels (twee van 3 à 4 c.M.) vlak bij elkaar juist aan de tegenovergestelde zijde. Bij groep 3 vindt men de wortels meestal rondom verspreid, de krachtigste aan de zijde van den knop of daartegenover.

Vervolgens dien ik eenigszins uitvoerig een proef te beschrijven, genomen met een groot aantal (184) eenjarige druivestekken:

Vierde proef met druivestekken.

Deze stekken waren verdeeld in de volgende groepen:

A. 50 tweeknoopige stekken; boven den bovensten knoop een klein internodiumstuk, onder den ondersten knoop een groot deel van het aangrenzende internodium; knoppen intact.

B. 50 stekken als A, doch de knoppen verwijderd.

C. 40 eenknoopige stekken; boven den knoop een klein internodiumstuk, er onder het grootste deel van het aangrenzende internodium.

D. 44 stekken als C, doch de knop verwijderd.

De stekken worden geplaatst in een plantenkasje, ongeveer 6 c.M. met het basale eind in vochtig zand (10 Mei). Na 7 weken (29 Juni) werden de groepen A en C nagezien.

Groep A. 49 stekken hebben wortels gevormd, meestal tamelijk tot zeer krachtig. De knoppen zijn meerendeels uitgeloopen; meestal de bovenste het krachtigst, in sommige gevallen alléén de bovenste, in andere gevallen alleen de onderste. Er is een krachtige basale callusvorming en veelal zijn de onderste 4 à 6 c.M. (te beginnen vlak boven den calluswal) bezet met wortels. Bij sommige zijn de onderste wortels duidelijk langer (dus vermoedelijk het eerst ontwikkeld), bij vele andere is de wortelontwikkeling over het genoemde stuk vrijwel gelijk of zelfs naar boven toe krachtiger. De wortels, talrijk en dicht opeen, vormen dichte bossen, oppervlakkig beschouwd zonder regelmaat. De invloed van de ontwikkeling der knoppen is echter gewoonlijk duidelijk waarneembaar. Daar waar de bovenste knop zich alleen (of aanmerkelijk krachtiger dan de onderste) ontwikkeld heeft is de bos meestal eenzijdig ontwikkeld naar de zijde van den genoemden knop, thans tot spruit ontwikkeld. (Bij de beoordeeling hiervan dient men rekening te houden met de torsies, die de stengels vaak vertoonen; men moet de ribben en lijnen volgen.) Doch bij de negen stekken, waar alleen de onderste knop zich ontwikkeld heeft is een dergelijke eenzijdigheid niet op te merken; tevens is hier de wortelvorming veel meer beperkt tot het basale eind. Fig. 62 toont twee van deze negen stekken: alleen de onderste knop is uitgeloopen, de wortels zijn aan de basis opgehoopt, niet eenzijdig, doch min of meer opgehoopt in twee groepen, in de sectoren der knoppen. (Men zie voorts de be-

schrijving dezer negen stekken, verslag der proeven, pag. 168.)

De 21 stekken, waar alléén de bovenste knop zich ontwikkeld heeft, vertoonen een geheel ander type van wortelvorming. Weliswaar is ook hierbij nog vrij veel variatie, overziet men de groep echter in zijn geheel, dan blijkt, dat ze aan één type beantwoorden. Bij deze stekken is een groot deel van het onderste internodium (in den regel ongeveer de helft) rondom bezet met wortels (zie fig. 63). Deze zijn over het geheel van gelijke lengte, zoodat men niet kan zeggen of de bovenste dan wel de onderste zich het eerst ontwikkeld hebben. Zij strekken zich naar onderen uit tot den meestal krachtig ontwikkelden calluswal en staan in dichte reeksen. Ook de reeksen zelf staan nauw opeen en vormen zoodoende een dichten bos, welke vaak een zekere eenzijdigheid vertoont, doch geen uitgesproken bevoorrechting van de beide sectoren der knoppen. De wortelreeksen in den sector van den bovensten knop strekken zich in den regel iets verder omhoog uit. Een krachtige ontwikkeling van geheel basaal geplaatste wortels is hier niet op te merken.

Van de 21 genoemde stekken vertoonen vooral die, waarvan de bovenste knop zich krachtig ontwikkeld heeft, het hier beschreven type duidelijk. Fig. 63 vertoont twee dergelijke exemplaren. Het rechter toont duidelijk de eenzijdigheid van den bos, beide het verder omhoog loopen van de wortelreeksen aan de zijde van den bovensten knop. De grootste afwijkingen van het beschreven type vinden we bij die stekken, waar de bovenste knop zich betrekkelijk zwak ontwikkeld heeft. Fig. 64 toont twee dergelijke exemplaren. Hiervan wijkt het linksche vooral af, doordat het basale deel van het internodium wortelloos is. Bij alle vier de afgebeelde exemplaren merken we op, dat ook de hoogst geplaatste wortels lang zijn. Een aantal stekken, waarbij beide knoppen zich ontwikkeld hebben, doch de bovenste aanmerkelijk krachtiger dan de onderste, sluit zich hierbij aan (fig. 65). Ongeveer de helft beantwoordt aan het beschreven type, de andere verwijderen er zich, de een meer, de ander minder, van.

Groep C. 40 stekken hebben wortels gevormd. Hierbij zijn eveneens twee typen te onderscheiden:

Type *a* (zie fig. 66) stemt overeen met dat, wat wij waarnamen bij die stekken van groep A, waarbij alleen de onderste knop tot ontwikkeling kwam (vergelijk fig. 62 en fig. 66). De wortels zijn beperkt tot het ondereind (de onderste c.M.), min of meer duidelijk in groepen vereenigd, van welke beide de knopzijdige meestal sterker is (langer, krachtiger wortels, over een grooteren

sector verdeeld, zie het exemplaar links op fig. 66). Dit type vertoonen 17 van de 40 exemplaren.

Type *b* (zie fig. 67) nadert meer dat wat wij waarnamen bij die stekken van groep A, waar alleen de bovenste knop tot ontwikkeling kwam (vergelijk fig. 63 en fig. 67). De wortels vormen hier reeksen, die 4 à 6 c.M. innemen. Deze zijn rondom verspreid, doch gewoonlijk aan de knopzijde sterker ontwikkeld. De wortels zijn ongelijk van lengte, in sommige gevallen neemt men een vermindering van lengte waar van boven naar onderen gaande (zie fig. 67, het ex. links); bij andere ook wel een of meer opvallend lange wortels nabij de basis (fig. 67, het exemplaar rechts). Dit type vertoonen 7 ex., waarbij dan voor n°. 7 opgemerkt moet worden, dat de basale wortels der reeksen opvallend lang zijn.

Er bestaat voorts nog een duidelijk verschil in de geaardheid der wortels, wat ook op de afbeeldingen (fig. 66 en 67) wel zichtbaar is; de wortels van type *a* hebben een meer normaal uiterlijk; zij zijn kronkelig, vertakt en bruinachtig; die van type *b* naderen meer het uiterlijk van de wortels der knoplooze stekken (verg. fig. 61), zij zijn stijver, blanker en weinig of niet vertakt.

Overziet men nu de 17 stekken van type *a* en vergelijkt deze met de 7 van type *b*, dan blijkt, dat bij de eerstgenoemde de knoppen veel krachtiger uitgeloopen zijn, sterker loten hebben gevormd dan bij de laatst genoemde (alleen de als n°. 7 aangeduide heeft een loot gevormd, die nadert tot de zwakste van type *a*).

De 16 overige stekken staan tusschen de beide genoemde typen in. Er zijn er b.v. een achttal, waarbij wij een combinatie aantreffen van basale wortelvorming met knopzijdige reeksen. Deze reeksen zijn eenigszins anders van voorkomen dan die, beschreven onder type *b*; zij hebben niet het stijve en blanke uiterlijk van deze wortels, maar geheel het meer kronkelige en bruinachtige der basale wortels. De overige acht zijn minder typisch en wat onregelmatig. De resultaten van de groepen B en D zijn reeds in 't kort vermeld in Hoofdstuk VII (bldz. 140). Ik wil in dit verband alleen nog wijzen op het volgende: in vergelijking met de groepen A en C, worden er betrekkelijk weinig wortels gevormd. Deze bevinden zich geheel onderaan en hebben het uitgesproken type der knoplooze stekken. Bij groep B, die ongeveer 2 weken later werd nagezien, bleek, dat na verloop van tijd ook bij de knoplooze stekken het aantal wortels toegenomen was, doch dat ze nog steeds beperkt bleven tot het ondereind (de onderste c.M.). (Bij sommige begonnen zich zwakke reeksen te vormen, waarbij de wortels naar boven toe, snel afnemen in lengte en omvang.)

De wortels behielden geheel het „knoplooze" karakter en bereikten soms een groote lengte (verscheidene d.M.).

Wij willen trachten de resultaten van deze proef, in verband met de voorafgaande, kort samen te vatten.

Wij nemen waar, bij stekken met één knop (uit één internodium bestaande):

1. Bij verwijdering van den knop vindt de wortelvorming plaats aan de basis met een zekere bevoorrechting der knopsectoren.
2. Bij aanwezigheid van den knop en wanneer deze zich betrekkelijk langzaam tot loot ontwikkelt: wortelvorming over een groot deel van het internodium, typisch in longitudinale reeksen, zonder uitgesproken polariteit en meer alzijdig, ofschoon gewoonlijk aan de knopzijde krachtiger.
3. Bij aanwezigheid van den knop, met krachtige ontwikkeling tot loot, een type van wortelvorming, dat, wat de plaatsing der wortels betreft, eenigszins herinnert aan *1.* (ophooping aan de basis, bevoorrechting der beide genoemde sectoren), doch met aanmerkelijk rijkere wortelontwikkeling en geheel andere geaardheid der wortels.

Bij stekken met twee knoppen (uit twee internodiën bestaande):

4. Bij verwijdering der knoppen in hoofdzaak hetzelfde als vermeld sub *1.*
5. Bij krachtige ontwikkeling van den ondersten knop (en niét van den bovensten) een type van wortelvorming, geheel beantwoordend aan wat wij waarnemen bij de eenknoppige stekken bij krachtig uitloopen van den knop. De invloed van het bovenste internodium, met een blijkbaar zwakkeren of afgestorven knop is gering.
6. Bij krachtige ontwikkeling van den bovensten knop een type van wortelvorming, beantwoordend aan dat, wat wij waarnemen bij eenknoppige stekken met zwak uitloopen van den knop.

Wat de geaardheid van de wortels betreft, is hier nog het volgende aan toe te voegen:

Beschouwen wij als eene uiterste de normaal gevormde wortels, zooals wij die waarnemen aan de basis bij de eenledige stekken met krachtige spruitontwikkeling (zie fig. 66 en ook fig. 62) en als andere uiterste de wortels, zooals wij die bij knoplooze stekken waarnemen (fig. 58 en 61), eveneens aan de basis, dan doet zich het eigenaardige feit voor, dat de wortels, die longitudinale

reeksen vormen bij de eenknoopige stekken met zwakke lootontwikkeling en vooral bij de tweeknoopige stekken een uiterlijk hebben, hetwelk veelal sterk aan dat der knoplooze stekken herinnert. Dit is bij nauwkeurige beschouwing der afbeeldingen wel te zien (verg. fig. 63 en 67 met fig. 58 en 61). De wortelreeksen dezer stekken bestaan vaak uit opvallend gladde, weinig vertakte wortels, waardoor deze reeksen een zeer regelmatig en stijf voorkomen krijgen. Ik kom in Hoofdstuk IX op deze resultaten terug.

Het verschijnsel van den invloed der knoppen op de wortelvorming en in het bijzonder de vraag in hoever hierbij reeds de aanwezigheid zonder meer van den knop of wel het uitloopingsproces van beteekenis is, heb ik ten slotte nog op de volgende wijze onderzocht:

Het was mij gebleken, dat bij een aantal stengelstukken, welke op 4 October gestekt waren in een verwarmd kasje (ongeveer 20°), reeds na drie weken een krachtige wortelvorming was ingetreden, zonder dat de knoppen eenige werking vertoonden. De knoppen bleven blijkbaar onderworpen aan dezelfde periodiciteit als aan de intacte plant, het regeneratie-proces zette, onafhankelijk daarvan, krachtig in. Dit gaf, naar ik meende, de beste gelegenheid om de vraag naar den invloed van de aanwezigheid van den knop te onderzoeken. Hiertoe werd ingezet de volgende z e s d e p r o e f met eenjarige druivestekken.

Er werden 21 paren van stekken gesneden, waarbij zooveel mogelijk gestreefd werd de beide stekken van ieder paar gelijk te kiezen, ongeveer even dik en uit overeenkomstige deelen van den stengel (knoopen met of zonder rank). Zij werden gesneden uit sterk gegroeide, eenjarige stengels, welke reeds geheel bruin waren. Zij werden verdeeld over twee groepen:

Groep *a*, knoppen intact,

„ *b*, „ verwijderd.

Zij werden op de gewone wijze gestekt in vochtig zand, 6 à 8 c.M. diep daarin staande, temperatuur ± 22°. De grootte der knoppen was genoteerd; bovendien werden zij geregeld nagezien, om de proef te beeindigen, zoodra zich eenige werking in de knoppen vertoonde. De proef werd ingezet 31 Oct. en beeindigd 3 Dec.

Ik zal hier het resultaat kort samenvatten en verwijs voor de details naar het verslag van deze proef (zie bldz. 171).

De proef werd beeindigd, omdat eenige knoppen begonnen te werken: bij één stek was de bovenste knop uitgeloopen tot een scheutje van ± 2,5 c.M.; verreweg de meeste knoppen toonden nog volstrekt geen werking.

De algemeene indruk was verrassend: de wortelvorming der knoplooze stekken was niet geringer, integendeel, oogenschijnlijk iets sterker dan die der knopdragende. Deze indruk wordt bevestigd door de volgende getallen:

	Groep *a* (knopdragende)	Groep *b* (knoploos)
Aantal wortels	174	180
Gezamenlijke lengte der wortels	8079 m.M.	9417 m.M.
Gezamenlijk gewicht der wortels	27.5 gr.	37.5 gr.

Hieruit blijkt dus, dat het aantal wortels bij de *b*-groep grooter is, bovendien dat de wortels gemiddeld langer en zwaarder zijn. De wortels hebben bij beide groepen hetzelfde uiterlijk en wel dat, wat reeds vroeger als het „knoplooze" werd aangeduid, d. w. z. tamelijk wel recht en onvertakt, glad, blank, doch in den regel niet zoo opvallend dik.

De stekken van de *b*-groep maken echter, over het geheel genomen wat de wortelvorming betreft een regelmatiger, eenvormiger indruk dan die van de *a*-groep. In de getallenreeksen, waarin voor iedere stek afzonderlijk het aantal der wortels en hun gezamenlijke lengte is aangegeven (zie blz. 172 en 173) komt dit slechts zwak tot uiting. Niettemin is hier te zien, dat de variatie, zoowel wat betreft de aantallen der wortels, als hun gezamenlijke lengte, bij de *a*-groep wat grooter is, dan bij de *b*-groep. Het valt reeds aanstonds op, dat bij de *b*-groep een groot deel der stekken een totale wortellengte hebben, gelegen tusschen 25 en 45 c.M., wat bij de andere niet het geval is.

Het hoofdresultaat van deze proef: de geringere wortelproductie der knopdragende stekken (in gewichtsverhouding 3/4 van die der knoplooze) is volkomen in strijd met alle vroegere waarnemingen, waarbij steeds een sterke vermindering van de wortelproductie bij verwijdering der knoppen werd waargenomen.

Ik kom op dit op het eerste gezicht zeer verrassende resultaat terug in hoofdstuk IX.

Callusvorming.

Aan de vaak opvallend sterke callusvorming werd bij de druif meer aandacht geschonken, dan bij de vroeger behandelde objecten. Toch zijn de hierop betrekking hebbende waarnemingen slechts terloops gedaan; algemeene, vaststaande resultaten hebben zij nog niet opgeleverd en het hierover meegedeelde heeft dan ook slechts eenige voorloopige beteekenis.

Een nauw verband tusschen callusvorming en wortelvorming, bestaat, naar het mij voorkomt, bij de druif al evenmin als bij

Ribes, Salix en *Populus,* althans voor zoover het eenjarige stengeldeelen betreft. Kreeg ik aanvankelijk ook vaak den indruk, dat bij een eenigszins „normaal verloop" (b.v. bij stekken in vochtig zand, of een mengsel van zand en zaagsel, bij een temperatuur van 15° à 20 °) de vorming van een basalen calluswal aan de wortelvorming voorafging, latere waarnemingen waren geheel hiermede in strijd. Dit geldt vooral voor de proef met 18 stekken (Hoofdstuk VII, bldz. 141 en het verslag bldz. 170) en met 42 stekken, welke in October—December vielen. (Men zie het verslag, bldz. 171).

Bij de eerstgenoemde (2 October ingezet) vertoonden reeds binnen drie weken, vele stekken (uitwendig zichtbare) wortelvorming, zonder een spoor van callusvorming; bij vier stekken, die wél callusvorming hadden, was de wortelvorming volstrekt niet sterker, dan bij de andere zonder callus; één er van (n°. 10) vertoonde in het geheel geen wortelvorming, één (n°. 7) slechts één, juist doorkomend worteltje. Ook op 12 November, toen reeds krachtige wortelvorming viel waar te nemen, was er bij het meerendeel nog geen (of slechts zeer geringe) callusvorming ingetreden. Toch mag men aannemen, dat de omstandigheden voor callusvorming alleszins gunstig waren. Bij twee exemplaren was dan ook een goed ontwikkelde calluswal waar te nemen; hiervan toonde de één een matige, de andere een krachtige wortelvorming.

Bij de andere genoemde proef (Zie de tabellen op bldz. 172 en 173) bleek in hoofdzaak hetzelfde.

Bij groep *b* (knoppen verwijderd) waren er bij het beëindigen van de proef (3 Dec.):

11 exemplaren, volstrekt géén callusvorming; deze hadden alle matige tot zeer krachtige wortelvorming. Het waren de nos. 1, 2, 3, 6, 8, 9, 10, 13, 14, 15 en 16.

9 ex., plaatselijke callusvorming aan het wondvlak, bij de meeste gering, bij enkele wat krachtiger; ook deze matige tot zeer krachtige wortelvorming. (De nos. 4, 7, 11, 12, 17, 18, 19, 20, 21.)

1 ex. (n°. 5) vertoont noch callus- noch wortelvorming.

Bij groep *a* (knoppen intact):

15 exemplaren, volstrekt geen callusvorming; deze hadden zeer zwakke tot zeer krachtige wortelvorming. Het waren de nos. 3, 5, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21.

4 ex., plaatselijke callusvorming, zwak; deze hadden matige tot vrij krachtige wortelvorming. (Nos. 1, 4, 6 en 10.)

1 ex. met krachtige callusvorming en zwakke wortelvorming (n°. 20).

1 ex. met zeer krachtige callusvorming, een geheel gesloten calluswal, geen wortelvorming (n°. 2).

Hieruit blijkt wel, dat een verband tusschen callus- en wortelvorming niet is aan te geven, althans niet in dien zin, dat normaliter callusvorming aan wortelvorming vooraf gaat, of dat krachtige callusvorming en krachtige wortelvorming zouden samen gaan. Integendeel valt het bij groep *a* op, dat de beide exemplaren met de krachtigste callusvorming, zich onderscheiden door zwakke (of in 't geheel geen) wortelvorming (n°. 2 en n°. 20). Toch mag men hieruit volstrekt nog niet afleiden, dat callusvorming en wortelvorming processen zijn, die elkaar tot op zekere hoogte vervangen. Bij groep *b* b.v. vinden wij onder de exemplaren met plaatselijke callusvorming er eenige met krachtige wortelvorming, (vooral 11 en 12, doch ook 4 en 18).

Ik meen derhalve voorloopig aan te moeten nemen, dat de vorming van het basale callus en de wortelvorming twee van elkaar onafhankelijke processen zijn, die beide door de uitwendige omstandigheden op verschillende wijze beïnvloed kunnen worden en voorts beide afhankelijk zijn van inwendige, in de stek gegeven factoren.

Waar nu herhaaldelijk de groote beteekenis der knoppen, van hun aanwezigheid en hun werkzaamheid, voor de wortelvorming is gebleken, rijst de vraag of een dergelijke invloed ook op de callusvorming is waar te nemen. Reeds vroeger werd bij *Ribes rubrum* waargenomen (Hoofdstuk IV, bldz. 103), dat bij verwijdering der knoppen de callusvorming aanmerkelijk verminderde; hetzelfde zagen wij bij *Populus nigra* (Hoofdstuk VI, bldz. 122). Ook bij de druif kon ik in verschillende gevallen een vermindering van de callusvorming constateeren bij verwijdering der knoppen, of ook, in enkele gevallen bij het belemmeren van de knopwerkzaamheid, door ingipsen of door wegnemen van een schorsstukje onder den knop. Zoo bleek bij de 2de proef met eenjarige druivestekken (zie bldz. 164), wat de callusvorming betreft het volgende:

Groep 1. knop intact: callusvorming bij alle (7, één exemplaar was gestorven) exemplaren, vrij krachtig tot zeer krachtig.

„ *2.* schorsstukje weggenomen: callusvorming over het geheel geringer dan bij groep *1.*

„ *3.* knop ingegipst: callusvorming nog geringer dan bij 2; bij 4 exemplaren geheel geen callusvorming.

„ *4.* knop verwijderd: geen of slechts zwakke callusvorming.

Uit het verslag van deze proef blijkt, dat bij 4 van de 8 exemplaren der laatste groep, zich een kleine nevenknop ontwikkeld had op het wondvlak en dat bij 3 daarvan een vrij krachtige callusvorming was waar te nemen. Voorts blijkt er uit, dat de invloed van de knoppen op de callusvorming niet te loochenen is, vooral bij de vergelijking van groep 3 en 4 met 1; in het bijzonder is de invloed van het ingipsen duidelijk waarneembaar. De proef is echter op te kleine schaal genomen en de individueele verschillen zijn nog te groot voor betrouwbare conclusies. Het algemeene resultaat, dat de invloed van het ingipsen op de callusvorming zich sterker doet gevoelen dan op de wortelvorming, is echter in overeenstemming met reeds vermelde waarnemingen bij de in October—November ingezette stekproeven. Bij deze immers, waar de knoppen — behoudens een enkele uitzondering — volstrekt geen werkzaamheid vertoonden — was ook de callusvorming opvallend gering en de wortelvorming over het geheel genomen krachtig. Ook bij de op grooter schaal genomen proef met eenjarige druivestekken (zie bladz. 151) bleek, dat de callusvorming bij de groepen C en D, waar de knoppen verwijderd waren, aanmerkelijk geringer was dan bij A en B. Bij groep C bleek bovendien, dat de callusvorming bij die stekken, die de als type *b* aangeduide wortelvorming vertoonden, (de stekken met minder krachtig uitloopenden knop) geringer was dan bij de 17 van het type *a*.

Dat er bij de druif een nauw verband bestaat tusschen de knopwerkzaamheid en de callusvorming, hierop wijzen naar het mij voorkomt deze waarnemingen ongetwijfeld. Een onderzoek speciaal op dit punt gericht, zal dit echter nader moeten bevestigen en zoo mogelijk ons in den aard van dit verband eenig inzicht geven.

VERSLAGEN VAN DE PROEVEN MET DRUIVESTEKKEN.

Van eenige der in de beide vorige hoofdstukken genoemde proeven volgt hier een uitvoeriger verslag.

Eerste proef met eenjarige druivestekken.

Een overzicht hiervan vindt men op bldz. 146.

Materiaal: Eenjarige takken, eenigen tijd geleden afgesneden en opgekuild (snoeisel).

Zestig tweeknoppige stekken, waarvan dertig met ingegipste knoppen (groep A), stonden van 4 Februari—25 April met het ondereind, 2 à 3 c.M. in water, bij kamertemperatuur. 25 April vertoont geen enkele een spoor van wortelvorming (uitwendig). Bij de B-groep (knoppen niet ingegipst) is de bovenste knop van

het meerendeel der stekken uitgeloopen tot een loot, 1 à 8 c.M. lang, meerendeels 5 à 6 c.M.; de onderste knop is in den regel niet uitgeloopen, klein gebleven, soms ook afgestorven. Het ingipsen (A-groep) van den bovensten knop is volkomen geslaagd; het verband is vast gebleven en bij het wegnemen ziet men, dat in verreweg de meeste gevallen de knop onbeschadigd (en, zooals later blijkt, volkomen levenskrachtig) is gebleven, doch dat hij zich volstrekt niet heeft kunnen ontwikkelen. Een uitzondering maakt alleen *a.* 15 waar het verband gebarsten is en de knop is uitgeloopen (± 3 c.M.). Bij den ondersten knop is het moeilijk uit te maken of het verband doel getroffen heeft; het is in vele gevallen, wellicht door de nabijheid van het water, waardoor het onderste deel der stekken vochtig is, min of meer week gebleven. Toch zijn deze knoppen ook niet uitgeloopen. Weliswaar zijn ook bij de B-groep de onderste knoppen weinig uitgeloopen, doch bij de A-groep, waar de bovenste knop ingegipst is, zou men dit eerder verwachten.

Thans (25 April) wordt van alle knoppen en loten de lengte genoteerd; vervolgens worden zij bij de α- en β-groep verwijderd. (Het noteeren geschiedde met het doel, indien een nawerking mocht blijken, deze te vergelijken met de afmetingen van knop of loot; daar deze echter zeer gering bleek te zijn is het overbodig hier deze cijfers te vermelden). Vervolgens worden de stekken gehalveerd, zoodat we krijgen 120 stekken (*a.* bov., *a.* ond., *a* bov., *a* ond., *b.* bov., *b.* ond., β bov., β ond., van ieder 15 stuks). Deze worden in een plantenkasje in een vochtig mengsel van zand en zaagsel gestekt, waarin zij gedurende een maand blijven. Zij worden nagezien op:

25 Mei. I. Bovenhelften der oorspronkelijke stekken.

Vergelijking der groepen met knoppen ($a + b$) en zonder knoppen ($\alpha + \beta$) toont, dat het verwijderen der knoppen zeer belemmerend werkt op de wortelvorming. De meeste stekken *a* en *b* toonen krachtige wortelvorming, die van α en β geen of zeer zwakke wortelvorming. De nawerking van den niet uitgeloopen knop (α-groep) en ook van den uitgeloopen knop (β-groep) op het onmiddellijk naar onderen aangrenzende internodium is dus gering. Toch blijkt, zoowel bij vergelijking van die groepen, waar knoppen en loten verwijderd waren ($\alpha + \beta$), als bij die waar zij zijn blijven zitten ($a + b$), dat een dusdanige nawerking wel bestaat:

1. Vergelijking der α- en β-groepen (bovenhelften).

Bij de α's toonde 1 st. wortelvorming: één worteltje aan de knopzijde. Van 3 st. bleek bij het wegnemen van het verband de

knop afgestorven te zijn; laten we deze buiten beschouwing, dan hebben we hier dus bij 1 van de 12 st. wortelvorming.

Bij de β's toonden 5 wortelvorming; onder de 15 st. waren er slechts 10, waarvan de bovenste knop zich ontwikkeld had; bij de andere was deze (op 25 April) reeds afgestorven, althans verschrompeld. We hebben hier dus bij 5 van de 10 stekken wortelvorming; hiervan 4 aan de zijde van de (weggenomen) loot.

Ook bij de β-groep was echter de wortelvorming gering, zoodat het verschil niet zeer sprekend is. Toch mag men er misschien een aanwijzing in zien, dat de zich ontwikkelende knop in het naar onderen aangrenzende internodium een toestandsverandering te weeg brengt, die gunstig is voor de ontwikkeling der wortels, in het bijzonder aan de zijde van den knop en dat deze verandering met het wegnemen van de uit den knop ontwikkelde loot niet aanstonds verdwijnt.

2. Vergelijking der *a*- en *b*-groepen (bovenhelften).

In de eerste plaats moeten we opmerken, dat er bij het beëindigen der proef in de lootontwikkeling tusschen beide groepen geen noemenswaard verschil was; de belemmerde knoppen (groep *a*) hadden den achterstand geheel ingehaald en in verband daarmede hadden ook beide groepen van stekken krachtig wortels gevormd.

Toch was er een typisch en opmerkelijk verschil tusschen beide groepen, wanneer men deze in hun geheel overzag:

In de *b*-groep vertoonden zich de wortels veel sterker en duidelijk in zuiver knopzijdige reeksen:

Volkomen eenzijdig, in krachtige reeksen aan de zijde van den knop, bij 9 exemplaren.

Eveneens eenzijdig, doch minder krachtig ontwikkeld, bij 2 exemplaren.

Niet geheel eenzijdig, maar toch overheerschend aan de knopzijde, bij 1 exemplaar.

Krachtige wortelvorming óók aan de van den knop afgewende zijde, 1 exemplaar.

Zwakke wortelvorming, vaag eenzijdig, in verband met een zeer geringe ontwikkeling van den knop, 1 exemplaar.

Soms uitte de invloed van den knop zich ook hierin, dat in de wortelreeksen de bovenste, dichtst bij den knop geplaatste het krachtigst waren. Bij een van de stekken (n°. 5) was de knop afgestorven en hadden zich geen wortels gevormd.

Wij zien dus, bij de bovenhelften der *b*-groep op 14 st.:

bij 11 de wortelvorming zuiver knopzijdig (uitsluitend);

bij 2 de wortelvorming overheerschend knopzijdig, doch ook wortels aan de andere zijde;

bij 1 zeer geringe ontwikkeling van den knop, in verband daarmede een zwakke, niet uitsluitend knopz. wortelvorming.

In de *a*-groep (bovenhelften) vertoont:

N°. 15 volkomen knopzijdige, krachtige wortelvorming. Bij dit exemplaar had echter de knop het gipsverband verbroken en was uitgeloopen tot een loot van ongeveer 3 c.M. Dit ex. valt dus af. Verder kunnen er 4 niet meegeteld worden, waarvan bij het afnemen van het gipsverband de knop verschrompeld of geheel afgestorven bleek te zijn. Van de 10 stekken, die overblijven, zijn er slechts 3 waar de wortels uitgesproken knopzijdig optreden en bij geen enkele van deze uitsluitend knopzijdig. Over het geheel zien wij, dat de wortels hier zich meer in de nabijheid van het wondvlak ophoopen en uit hun plaatsing rondom blijkt, dat de invloed van den knop zich hier minder heeft doen gevoelen. Bij het bovengenoemde 3-tal vinden wij wel krachtige knopreeksen, doch bovendien nabij de wond ook wortelvorming aan de van den knop afgewende zijde.

II. Onderhelften der oorspronkelijke stekken.

Hierbij valt op te merken:

1°. De aanmerkelijk geringere wortelontwikkeling dan bij de bovenhelften. Men zou, daar de onderhelften de oorspronkelijke basis hebben, het tegendeel verwachten. Het staat ongetwijfeld in verband met het minder krachtig uitloopen van den ondersten knop. Tijdens het eerste deel van de proef (4 Februari—25 April) was er zeer weinig ontwikkeling waar te nemen (hoogstens — zooals bij *b*. 15 en *β* 6 een scheutje van $2^1/_2$ c.M., meestal verlengde de knop zich slechts tot 0.5 à 1.5 c.M.; ook tijdens het tweede deel (25 April—25 Mei) liepen deze knoppen minder krachtig uit.

2°. Afwezigheid van nawerking van den bovensten knop: knopzijdige wortelreeksen correspondeeren uitsluitend met den ondersten knop. Waar wij bij de *β*-groep gezien hebben, dat de nawerking zelfs in het direct aangrenzende internodium slechts gering is, behoeft ons dit niet te verwonderen.

3°. Tusschen de verschillende groepen teekenen zich in hoofdzaak dezelfde verschillen af als in de bovenhelften, echter minder duidelijk:

bij de *α*- en *β*-groepen geen of zeer zwakke wortelvorming;

bij de *a*- en *b*-groepen hetzelfde verschil als in de bovenhelften.

Bij de *b*'s overheerschen de knopreeksen; dit is het geval bij 8 van de 10 stekken; 5 ex. vallen af (wegens ontbreken der wortelvorming door het afsterven der knoppen); de wortelvorming nabij het basiseind is van weinig beteekenis. Bij de *a*'s waar 14 st. meetellen (n°. 6 valt af wegens afgestorven knop) vinden wij

daarentegen vaak krachtige wortels nabij de wond en wel bij 8 van de 14 stekken. Bij sommige zijn deze naar alle zijden vrijwel even sterk ontwikkeld (zoo bij n°. 1, 3, 4 en 10), in andere gevallen aan de knopzijde krachtiger (zoo bij n°. 2, 5, 8 en 9).

Daarnaast treedt bij een aantal stekken een zuiver knopzijdige reeks van blijkbaar later zich ontwikkelende worteltjes op: bij een enkele (b.v. n°. 5) alleen nog slechts als een regelmatige reeks van barstjes zichtbaar. Een zoodanige reeks vinden we bij 1, 3, 4, (5), 9, 10, 11, 13 en 15.

Deze reeks alléén (of sterk overheerschend) vinden we slechts bij 7, 11, 13 en 15.

Hiervan hebben 7 en 13 een zeer zwakke wortelvorming; bij 13 is uitsluitend een knopz. reeks van barsten en pas doorgekomen worteltjes zichtbaar; 12 en 13 hebben een zeer zwakke, niet duidelijk eenz. wortelv. We zien dus ook bij de onderhelften den invloed van het al of niet ingipsen van den knop, ofschoon niet zoo sterk uitgesproken als bij de bovenhelften, niettegenstaande deze knop zich slechts betrekkelijk weinig ontwikkelde.

De stekken der α- en β-groepen (van knoppen beroofde) werden nu weder gestekt ten einde na te gaan of de wortelontwikkeling verder zou voortgaan. Zij werden na een maand (21—22 Juni) weder nagezien.

Hierbij bleek het volgende:

Evenals bij de 1ste inspectie teekent zich ook nu tusschen de bovenhelften eenig verschil af:

Bij de α's hebben 5 van de 12 st. wortels;
„ „ β's „ 7 „ „ 10 st. „ .

Van de 5 eerstgenoemde zijn er 3, waarbij er duidelijk in de plaatsing verband is met den knop; van de 7 β's is dit met 5 het geval. Eigenaardig is, dat er opvallend weinig wortels ontstaan, steeds geheel onderaan, vaak slechts 1, ook wel 2 of 3.

Tusschen de onderhelften (de α- en β-groepen) is geen verschil waar te nemen. Bij beide groepen zijn wortels opgetreden (bij α 7 van de 13 st., bij β 6 van de 11 st.; bij beide groepen soms aan de knopzijde, soms op willekeurige plaats), soms zijn deze wortels van het bovenbeschreven type, abnormaal dik en zeer lang.

Een nawerking van de ontwikkeling van den bovensten knop (der β's), vergeleken de α's, waar deze ingegipst was, is dus ook hier niet te bespeuren. Ook de invloed van den ondersten knop, die zich bij beide groepen zeer weinig ontwikkeld heeft (en daarna verwijderd is), is niet waarneembaar; in sommige gevallen schijnt het wel, dat de wortel aan de knopzijde zich ontwikkelt, doch het is meestal twijfelachtig of klaarblijkelijk in geheel willekeurigen radius.

Derde proef met druivestekken.

Materiaal als bij proef 1. Hiervan worden 32 stekken gesneden; ieder met één knop; onder den knop wordt een groot deel van het internodium gelaten (5 à 10 c.M.), er boven een stuk van 1 à 2 c.M.; ze worden zoo gesneden, dat steeds een nieuwe basis en top gevormd worden en verdeeld als volgt:

1. knoppen intact;

2. knoppen intact, doch vlak onder den knop wordt een stukje schors weggenomen, tot op het hout, 1 à 1.5 c.M. lang en over de helft van den omtrek;

3. knoppen ingegipst;

4. knoppen verwijderd.

Deze stekken, 4 groepen van 8 st., worden verticaal geplaatst, met het ondereind (2 à 3 c.M.) in vochtig mengsel van zand en zaagsel. (13 December—31 Januari.)

Resultaat:

Het nauwe verband tusschen de knopontwikkeling en de wortelontwikkeling wordt in het algemeen bevestigd; er zijn echter uitzonderingen.

Groep 1. Knop intact.

Wortelvorming bij 6 van de 7 exemplaren (1 afgestorven), aanmerkelijk krachtiger dan bij de andere groepen.

Callusvorming bij alle (7) ex. vrij krachtig tot zeer krachtig. Eén exemplaar heeft krachtige callusvorming, maar nog geen wortel; doch barstjes vlak boven het callus toonen, dat deze spoedig zullen doorkomen. De knop van dit exemplaar is niet groot en heeft zich nog weinig ontwikkeld.

De krachtigste wortelvorming (verscheidene wortels van 3 à 5 c.M. en reeds vertakt) vindt men bij het ex., dat ook de krachtigste scheut gevormd heeft (4 à 5 c.M.), de zwakste (eenige wortels van 1 à 2 c.M., onvertakt) bij een ex. waar de knop zich pas verlengd heeft tot een scheutje van 1.5 c.M.

Wat de plaatsing der wortels betreft: Niettegenstaande er uitsluitend basale wortels optreden, is bij 4 van de 6 exemplaren duidelijk zichtbaar, dat de knopzijde begunstigd is. Bij deze 4 vindt men de wortels alléén aan de knopzijde of althans opgehoopt aan die helft van den omtrek, waar de knop zich bevindt. Bij de beide andere is dit niet het geval; bij één bevinden zich zelfs de wortels (2 w. van 3 à 4 c.M.), vlak bij elkaar, zuiver tegenover den knopradius.

Groep 2. Schorsstukje weggenomen.

Het wegnemen van het schorsstukje heeft blijkbaar de ontwikkeling der knoppen zeer geschaad. Er zijn slechts 2 exemplaren

waar de knop is uitgeloopen; dit zijn ook tevens de eenige exemplaren die wortelvorming vertoonen.

Ook de callusvorming is aanmerkelijk geringer dan bij groep 1.

Dit blijkt uit het volgende overzicht:

1. Knop uitgeloopen; krachtige wortelvorming, krachtige callusvorming.
2. „ niet uitgeloopen; vrij krachtige wortelv., matige „ .
3. „ „ „ ; begin van wortelv., krachtige „ .
4. „ „ „ ; „ „ „ , geen „ .
5. „ „ „ ; geen wortelv., zwakke „ .
6. „ „ „ ; „ „ , krachtige „ .
7. „ „ „ ; „ „ , vrij krachtige „ .
8. „ „ „ ; „ „ , geen „ .

Een directe nadeelige invloed van het wegnemen van het schorsstukje op de vormingen aan de basis is niet waarschijnlijk. Vooral ook in verband met wat de groepen 3 en 4 te zien geven, is het waarschijnlijk, dat deze invloed indirect is: doordat de knop in minder gunstige conditie komt. Niettemin vertoonen 3, 6 en 7 krachtige callusvorming, ofschoon ook hier geen ontwikkeling van den knop is waar te nemen.

Groep 3. Knop ingegipst.

Het ingipsen is bij de meeste zeer goed geslaagd; het verband is hard gebleven en zonder scheuren. Slechts bij 1 exemplaar heeft de knop het verband verbroken en heeft hij zich tot een krachtige spruit ontwikkeld. Dit exemplaar onderscheidt zich dan ook door een zeer krachtige knopzijdige wortelvorming, aanmerkelijk sterker dan bij de andere zeven exemplaren.

Toch is over het geheel genomen deze groep opvallend vóór, wat de wortelvorming betreft, bij de groepen 2 en 4; dit is vooral opmerkelijk, waar blijkt — bij het verwijderen van het gipsverband, — dat de knoppen hoegenaamd geen zichtbare zwelling of groei vertoonen.

De callusvorming is bij deze groep echter gering:

1. Geen callusv.; 1 wortel van 2 c.M., andere beginnen door te komen.
2. Matige „ ; 1 „ „ 4 „ en eenige zwakkere.
3. Geen „ ; 1 „ „ 3,5 „ „ „ „ .
4. Vrij kr. „ ; 1 „ „ 5 „ „ „ „ .
5. Geringe „ ; verscheidene wortels van $^1/_2$ à 2 c.M.
6. Geen „ ; „ „ beginnen door te komen.
7. Geen „ ; „ „ „ „ „ „

(8. Krachtige callusv. en krachtige eenz. wortelv.; het ex. dat het verband verbroken heeft.)

Wij zien hieruit, dat de invloed van het ingipsen zich vooral op de callusvorming doet gevoelen; minder op de wortelvorming, ofschoon ook deze laatste onmiskenbaar is.

Wat de plaatsing der wortels aangaat: de knopzijde is duidelijk begunstigd bij n°. 1, 2, 3 en 5 (en natuurlijk ook bij 8). Bij 6 beginnen ze rondom reeds door te komen, aan de knopzijde iets voor; bij 4 en 7 is de van den knop afgewende zijde echter begunstigd.

Bij n°. 4 bevindt zich de krachtige wortel juist in een hoek van 180° met den knopradius.

Groep 4. Knop verwijderd.

Deze moeten we verdeelen in:

N°. 1—4, waar het wegnemen der knoppen volkomen geslaagd is;

N°. 5—8, waarbij zich op het wondvlak nog een kleine knop ontwikkeld heeft:

N°. 1. Geen callusv.; geen spoor van wortelvorming.
„ 2. „ „ ; „ „ „ „ .
„ 3. „ „ ; „ „ „ „ .
„ 4. Zwakke „ ; twee krachtige wortels, ± 3 c.M. lang en vertakt, zuiver knopzijdig.
„ 5. Zeer klein knopje; zeer geringe callusvorming, geen wortelvorming.
„ 6. Knopje krachtiger; vrij kr. callusv. alleen aan de knopzijde geen wortelvorming.
„ 7. Klein knopje, krachtige callusv., wortelvorming rondom.
„ 8. Zeer klein knopje; vrij krachtige callusv.; 1 kr. wortel en eenige andere beginnen door te komen.

D e r d e p r o e f.

Van 62 stekken van eenjarig hout (opgekuild snoeisel), ieder met één knoop, waaronder een groot en waarboven een klein internodiumstuk, worden de knoppen zorgvuldig weggesneden. Zij worden daarna met het ondereind (± 4 c.M.) in vochtig mengsel van zand en zaagsel geplaatst in het laboratoriumlokaal. (Kamertemperatuur, 14 Februari—28 April.)

Na tien weken is het resultaat het volgende:

Bijna tweederde der stekken (38 ex.) heeft wortels gevormd, in zeer verschillende mate; bij sommige beginnen ze juist door te komen, andere hebben reeds wortels van ruim 15 c.M. Algemeen geldt, dat er betrekkelijk weinig wortels gevormd worden en uitsluitend zeer dicht aan de basis, niet geheel onderaan, doch steeds beperkt tot de onderste 1 à 1,5 c.M. De wortels zijn veelal opvallend dik en weinig vertakt. Een aanzienlijk deel der stekken vertoont een duidelijke eenzijdigheid in de wortelvorming; vooral doet zich dit voor als deze laatste zeer krachtig is. Een zoodanige krachtige eenzijdige wortelvorming correspondeert bijna altijd met den sector van den knop of den sector juist daartegenover. Dit blijkt uit het volgende overzicht, waarin K.Z. = knopzijdig en K^{1}.Z. = ⊥ een hoek van 180° daarmee makend.

	Krachtige wortelv.	Zwakke wortelv.
Volkomen K.Z.	4	2
Min of meer K.Z.	3	1
Volkomen K^1.Z.	6	2
Min of meer K^1.Z.	1	1
K.Z. en K^1.Z.	1	1
Onregelmatig verspreid ...	5	11

Als min of meer K. Z., respec. K^1. Z. zijn die stekken aangeduid, die, behalve één of meer krachtige zuiver knopzijdige (respec. K^1. Z.) wortels ook een of meer zwakkere vertoonen, die een kleine hoek daarmee maken, of wel, waarbij de wortels wel duidelijk eenzijdig zijn, maar toch over een grooteren sector (45°—90°) verdeeld zijn.

Hieruit blijkt, dat de beide genoemde sectoren, wat de wortelvorming betreft, een zekere bevoorrechting vertoonen.

Vierde proef.

De opzet en resultaten hiervan zijn in Hoofdstuk VIII reeds vrij uitvoerig meegedeeld. Ik wil hier volstaan met de volgende beschrijving van de 9 op pag. 152 genoemde tweeknoppige stekken, waarvan alleen de onderste knop uitliep. In deze beschrijving is o. k. de onderste knop, b. k. = bovenste knop; spr. = spruit (ontstaan uit den ondersten knop); w. v. = wortelvorming; k. z. = knopzijde; k^1. z. = de tegenovergestelde zijde.

1. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 11 c.M.
   w. v. duidelijk in twee groepen, waarvan de eene k. z. en de andere k^1. z.; beide krachtig en zuiver georiënteerd, w. v. beperkt tot de onderste c.M.
2. b. k. verdroogd; o. k. = spruit van 11 c.M.
   w. v. eveneens in twee groepen verdeeld, ofschoon iets minder duidelijk dan bij 1, want aan beide zijden over $\pm$ 90° verdeeld; k^1. z. iets krachtiger dan k. z. Beide wortelgroepen van het kroezige, vertakte type en bijna geheel beperkt tot de onderste c. M. Alleen aan de k.zijde een niet zeer krachtige wortel, 2 c. M. boven de basis.
3. b. k. verdroogd, o. k. = spr. van 14 c.M.
   w. v. in twee groepen, waarvan één zuiver k^1. z. Deze zijn krachtiger dan aan de k. z. en min of meer van het „knoplooze" type, d. w. z. van het type der wortels, die zich aan knoplooze stekken ontwikkelen: eenigszins dik, glad en blank, lang doorgroeiend (w. v. beperkt tot de

onderste c.M.). Aan de k. z. hebben de wortels meer het normale type (meer gekronkeld, bruinachtig vertakt). Bovendien is er één wortel, die met de k. z. een hoek maakt van ± 70°. Deze is meer van het type der k. wortels.

4. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 8 c.M.
w. v. in twee groepen, beide beperkt tot de basale c.M., en 70° à 80° beslaande.
De k^1-groep heeft langere, dikkere wortels (1 van 18 c.M. en eenige wat korter).
De k.-groep heeft talrijker wortels, waarvan 1 ± 17 c. M. Verschil in geaardheid der beide groepen gering.

5. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 10 c.M.
w. v. in drie groepen, waarvan 2 geheel basaal (1 c.M.): één zuiver k. z. (over ± 70 à 80°);
één zuiver k^1. z. (idem).
Deze groepen ontloopen elkaar weinig in kracht en geaardheid.
De derde groep is eveneens krachtig en zuiver k. z. Zij beslaat 3 c.M. (te beginnen 2 c.M. boven de basis) en bestaat uit 3 reeksen die ± 70° beslaan van den omtrek. Deze wortelgroep is blijkbaar later gevormd.

6. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 12 c.M.
w. v. Deze zware stek heeft een krachtig callus gevormd, doch opvallend weinig wortels.
Er zijn drie niet zeer krachtige wortels aanwezig, geen van alle zuiver k. z. of k^1. z.; beperkt tot de onderste c.M.

7. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 13 c.M.
w. v. In hoofdzaak 5 krachtige wortels:
a. zuiver k. z.; *b.* hoek van 30 à 40° met *a.*
c. zuiver k^1. z.; *d.* hoek van 30 à 40° met *c.*
e. hoek van ± 70° met *a.*
a—*d* zijn alle ongeveer even krachtig, *e.* wat minder. Alle geheel basaal.
Boven *c* is een zwakke aanduiding van een reeks, welke zuiver k^1. zijdig zou worden (2 worteltjes beginnen door te komen resp. 1,4 en 2 c.M. boven de basis).

8. b. k. verdroogd; o. k. = spr. van 15 c.M.
w. v. geheel beperkt tot de onderste c.M.; 2 groepen:
k. z. een kr. w. zuiver k. z. en een zwakkere idem.
k^1. z. een groep van 5 krachtige wortels beslaat ± 70° van den omtrek.
(De k^1 z. een groep van 5 krachtige wortels.)
De k^1. z. w. v. is dus hier aanmerkelijk krachtiger dan de k. z. Geen verschil in geaardheid.

9. b. k. verdroogd; o. k. = spruit van 13 c.M.
w. v. verspreid over de onderste 6 c.M., duidelijk eenzijdig en wel k. z., naar onderen toe krachtiger.
k. z. wortels veel krachtiger, eveneens over een groot deel van het internodium verspreid. De stek heeft een sterke kromming, wellicht heeft dit invloed op de w. v.

Vijfde proef.

18 stekken van eenjarig hout, onmiddellijk van de plant (uit druivekas, niet meer verwarmd) gesneden, van sterk gegroeide stengels, reeds geheel bruin en zoo veel mogelijk met duidelijke ribben (of lijnen) van de bladbasis omlaag loopend, met 2 knoopen, een kort internodiumstuk boven den ondersten kn., worden in vochtig zand geplaatst in verwarmd kasje (20 à 22°).

Ingezet 2 October.

Op 21 October vertoonen zij het volgende beeld:

Zes stekken hebben nog weinig of geen basaalcallus en geen wortels gevormd; hiervan vertoonen er 3 reeds een duidelijke opzwelling van het ondereind, in het bijzonder van het schorsweefsel.

N°. 7. Sterke bas. callusv.; één wortel komt juist door; deze bevindt zich ongeveer aan de k1. z. bij een der ribben van den bovensten knoop.

N°. 8. Vrij sterke bas. callusv.; de wal is echter op één plaats onderbroken, juist daarboven zijn twee kleine wortels zichtbaar; hun plaatsing is bij de 2de en 3de rib (van links tellend) van den bovensten knoop.

N°. 9. Geen bas. callusv.; wel verdikking van het schorsweefsel. Eén w. juist zichtbaar bij de 3de rib van den bov. knoop.

N°. 10. Sterke bas. callusv.; doch geen uitw. zichtbare wortelvorming.

N°. 11. Zoo goed als geen bas. callusv.; wel eenige w.; de verst ontwikkelde staat zuiver k1. z., aan de k. z. beginnen eenige wortels door te komen bij de mediane ribben van den ondersten knoop.

N°. 12. Geringe bas. callusv. doch op verschillende plaatsen worden w. zichtbaar, deels bij de ribben van den ond. kn., andere daartusschen.

N°. 13. Vrij sterke bas. callusv.; ook een aantal w. beginnen door te komen. Hiervan 2 bij de mediane ribben van den bov. kn.; aan de k. z. zijn de ribben zeer onduidelijk, zoodat de plaatsing moeilijk is na te gaan.

N°. 14. Zeer geringe callusv.; vrij sterke w. v. duidelijk in twee groepen: de sterkste wortel aan de k^1. z., bij de ribben 4 en 5 (er zijn er 7), aan de andere zijde kleine w. bij de ribben 3, 4 en 5 van den ond. knoop.

N°. 15. Geen callusv.; vrij sterke w. v., k^1 z., bij de ribben 3 en 4, die, terweerszijden om de rank loopend, zich op het onderste internodium voortzetten; ook één w. daartusschen recht onder de rank; aan de k. z. schorsverdikkingen (begin van w. v.) bij rib 3 van den ond. kn.

N°. 16. Zeer geringe callusv.; schorsverdikkingen en begin van w. v. bij verschillende ribben van den ond. kn.; aan de k^1. z. begint een wortel door te komen recht onder de rank.

N°. 17. Zeer geringe callusv.; w. v. bij verschillende ribben; het sterkst bij de 3de van den ond. kn. en de 3de van den bov. kn.

N°. 18. Geen callusv.; een aantal w. zichtbaar, de krachtigste correspondeert met rib 7 van den ond. kn. en met rib 3 van den bov. kn. Eenige zwakkere ten deele bij de ribben 1, 2 en 4 van den ond. kn., ten deele daartusschen liggend.

Resultaat:

Over het geheel geringe callusvorming bij krachtig ingezette wortelvorming (zie pag. 157).

Verband in het optreden der wortels en der ribben (resp. lijnen), die van de knoopen omlaag loopend, de ligging aangeven van de bladbundels en de mergstralen, welke deze begrenzen (zie pag. 141).

Van de stekken 1—18 werd een deel geconserveerd; elf werden opnieuw gestekt en na drie weken (12 November) weder nagezien. Hierbij werden de bovengenoemde resultaten in hoofdzaak bevestigd:

Krachtige wortelvorming bij, in den regel, geringe (vaak geheel ontbrekende) callusvorming en volkomen rust voor zoover uitwendig zichtbaar, der knoppen.

Regelmaat in de plaatsing der wortels.

Zesde proef.

42 stekken, materiaal en proefinrichting als bij de vorige proef.

Zij worden verdeeld in 2 groepen:

Groep *a*, 21 st. knoppen niet verwijderd;

Groep *b*, 21 st. knoppen verwijderd.

Er wordt nauwkeurig op gelet,- dat in beide groepen het materiaal zoo gelijk mogelijk is. De grootte der knoppen,

bij groep *a* wordt genoteerd. Ingezet 31 October. De proef werd 3 December geëindigd, omdat van enkele stekken de bovenste knop vrij plotseling begon uit te loopen; bij verreweg de meeste was echter in de knoppen nog volstrekt geen werking te zien.

De volgende tabel geeft een overzicht over hetgeen aan de stekken was waar te nemen:

Groep a (knoppen intact).

No.	Knoppen	Callusvorming	Wortelvorming	Aantal wortels	Gez. lengte der w. in c.M.
1	geen werking	gering, plaatselijk	matig, zuiver k¹.z.	3	12,3
2	geen werking	gesl. calluswal	geen	0	0
3	geen werking	geen	krachtig, max. aan k¹.z.	10	85,5
4	bov. iets uitgeloopen	gering, plaatselijk	zwak, zuiver k¹.z.	1	4,4
5	geen werking	geen	krachtig	13	77,3
6	bov. iets uitg.	gering, plaatselijk	vrij kr. k¹.z.	4	37
7	geen werking	geen	krachtig max. k¹.z.	12	64,4
8	geen werking	geen	zwak, zuiver k¹.z.	7	13
9	geen werking	geen	w. beginnen d. te komen	0	0
10	geen werking	gering, plaatselijk	matig, max. k¹.z.	6	31,1
11	geen werking	geen	vrij krachtig volk. k¹.z.	10	43,2
12	bov. kn. uitgel.	geen	zeer krachtig	15	103,4
13	geen werking	geen	mat., max. k¹.z.	3	27,4
14	geen werking	geen	mat. volk. k¹.z.	12	12,8
15	geen werking	geen	kr. volk. k¹.z.	13	60,1
16	geen werking	geen	kr. met 2 max. k.z. en k¹.z.	14	76,9
17	geen werking	geen	vrij krachtig, niet eenzijdig	19	35,3
18	beide iets uitg.	geen	zwak	1	6,5
19	geen werking	geen	zwak matig, niet eenzijdig	4	19,7
20	geen werking	krachtig	zwak, volk. k¹.z.	5	17,2
21	geen werking	geen	krachtig, niet eenzijdig	20	74,6

Het totale aantal wortels bedraagt 174. Deze hebben een gezamenlijke lengte van 808 c.M. en een gezamenlijk gewicht van 27.5 gr. (Hieronder zijn begrepen 2 losse wortels samen 5.9 c.M. De druivestekken stonden in houten bakken en werden zeer voorzichtig los gespoeld; de wortels zitten er echter maar los aan, zoodat 2 wortels in het zand achterbleven, waarvan niet te zeggen was, bij welke stek zij behoorden.)

Groep b. (knoppen verwijderd).

No.	Callusvorming.	Wortelvorming.	Aantal wortels.	Gez. lengte.
1	geen	vrij kr. max. k.z.	9	39,5
2	geen	zeer kr. in 2 gr. k.z. en k^1.z.	13	108,8
3	geen	matig, niet eenzijdig	4	29,4
4	gering, plaatselijk	kr. zwak max. aan k^1.z.	16	69,6
5	geen	geen	0	0
6	geen	matig, max. k^1.z.	6	32,1
7	gering, plaatselijk	matig, niet eenzijdig	6	31,5
8	geen	vrij kr., sterk k^1.z.	8	39,2
9	geen	vrij kr., niet eenzijdig	10	42,6
10	geen	matig, sterk k^1.z.	3	18,6
11	plaatselijk	zeer kr., zwak max. k^1.z.	15	88,5
12	plaatselijk	zeer kr., niet eenzijdig	10	108,3
13	geen	matig, niet eenzijdig	10	25,6
14	geen	matig, niet eenzijdig	5	29,1
15	geen	vrij kr., niet eenzijdig	5	40,9
16	geen	matig, niet eenzijdig	11	30,1
17	gering, plaatselijk	vrij kr., niet eenzijdig	9	45,6
18	gering, plaatselijk	kr. sterk max. k^1.z.	11	74,1
19	gering, plaatselijk	matig, sterk k^1.z.	4	14,1
20	plaatselijk vrij kr.	zwak, niet eenzijdig	3	10,3
21	gering, plaatselijk	vrij kr., niet eenzijdig	9	32,9

Het totale aantal wortels bedraagt 180.

Deze hebben een gezamenlijke lengte van 941.7 c.M., en een gezamenlijk gewicht van 37.5 gr.

(Hieronder zijn begrepen 5 losse wortels, samen 30.9 c.M.)

Resultaten:

Callusvorming en invloed der knoppen daarop, zie blz. 159.

Invloed der knoppen op de wortelvorming, zie blz. 157 en Hoofdstuk IX.

HOOFDSTUK IX

ALGEMEENE RESULTATEN EN BESCHOUWINGEN

Er zijn waarnemingen gedaan betreffende de wortelvorming aan houtachtige stekken en wel in hoofdzaak eenjarige takken van *Ribes nigrum*, verschillende *Salix*- en *Populus*-soorten en *Vitis vinifera*.

Ribes nigrum.

Bij *Ribes nigrum* doen zich sterke afwijkingen voor van den door VOECHTING opgestelden polariteitsregel. Onder bepaalde omstandigheden schijnt het alsof de polariteit, wat de wortelvorming betreft, ontbreekt en deze laatste geheel beheerscht wordt door andere factoren (vochtigheid, zuurstof, ontwikkeling der knoppen). Toch bestaat er t. o. van de wortelvorming wel degelijk een zekere polariteit. Deze uit zich meer of minder duidelijk, wanneer de uitwendige voorwaarden voor alle deelen van de stek gelijk zijn, in een afnemende wortelontwikkeling der opeenvolgende internodiën, van de basis naar den top. In het algemeen echter is de wortelvorming het sterkst aan het bovenste deel van ieder internodium. Stekken, welke slechts uit één internodium bestaan, vertoonen dan ook geen polariteit t. o. van de wortelvorming; wel t. o. van de callusvorming; deze is aan de basis steeds aanmerkelijk krachtiger dan aan den top. Deze verschijnselen laten zich, wat de wortelvorming betreft, verklaren uit den anatomischen bouw van den stengel. We hebben hier te doen met een typisch voorbeeld van het verstoren van de homogeniteit van de as, wat het wortelvormend vermogen betreft, door de aanwezigheid van wortelbeginsels. Doordat ieder wortelbeginsel „de zetel is van een speciale kracht", (VOECHTING, zie Hoofdstuk I, blz. 28) onafhankelijk van de polariteit, ontstaan de waargenomen afwijkingen van den polariteitsregel.

Richt men het zoo in, dat de uitwendige factoren voor de wortelvorming over de geheele lengte van de stek dezelfde zijn (b.v. door deze in vochtige lucht op te hangen), dan blijkt, dat de wortels zich niet uit (of dicht bij) een basaalcallus ontwikkelen, doch (wat reeds bij uitwendige waarneming zichtbaar is) op

nauwkeurig omschreven plaatsen; zij treden in hoofdzaak op in drie dubbelreeksen, aan de zijde waar de knop geplaatst is, welke zich aan het boveneind van het betreffende internodium bevindt en komen als regel door een lenticel naar buiten. Het microscopisch onderzoek leert, dat zij ontstaan uit wortelbeginsels. Deze zijn in ieder internodium vrij talrijk aanwezig en bevinden zich steeds in het verlengde (in radiale richting) van een mergstraal. Zoowel de wortelbeginsels als de lenticellen staan dus, wat hun plaatsing betreft, in nauw verband met de mergstraalreeksen, welke als de voortzetting der primaire mergstralen te beschouwen zijn. Dit verband is te verklaren uit de beteekenis der mergstralen voor het transport in radiale richting en voor de ventilatie van het hout. Uit het onderzoek blijkt voorts, dat de wortelbeginsels het talrijkst en over het geheel genomen het krachtigst ontwikkeld zijn bij het begin der mergstraalreeksen (gerekend vanaf den knop). Dientengevolge vinden wij ze in ieder internodium het talrijkst en het sterkst aan de zijde waar het blad zich bevindt en bovendien het dichtst bijeengeplaatst aan het boveneind van het internodium.

Uit deze aanwezigheid van sterk ontwikkelde wortelbeginsels aan het topgedeelte, waar — door het verband met het mergstraalsysteem en het merg een snelle aanvoer van bouwstoffen verzekerd is — volgt, dat de invloed der wortelbeginsels en der polariteit zich in tegengestelden zin doen gevoelen. Hierdoor komt bij stekken, welke slechts uit één internodium bestaan, de polariteit niet tot uiting, althans wat de wortelvorming betreft; bij stekken, welke uit verschillende leden bestaan, uit zij zich in een afneming van het wortelvormend vermogen der opeenvolgende internodiën van de basis naar den top.

Een correlatief verband tusschen de knoppen en de wortelvorming kwam in verschillende gevallen duidelijk tot uiting. Het verwijderen van alle knoppen heeft een hoogst ongunstigen invloed op de wortelvorming. Het aantal wortels is geringer, zij ontwikkelen zich veel langzamer. Bovendien was in sommige gevallen duidelijk waar te nemen, dat zij zwakker zijn. (Hetzelfde bleek ook in een proef met *Ribes rubrum*, waarbij bovendien werd waargenomen, dat ook de basale callusvorming sterk geremd werd door het verwijderen van alle knoppen.)

Deze groote beteekenis van den knop voor de wortelvorming is te meer opvallend, waar wij hier te doen hebben met een plant met talrijke, goed ontwikkelde wortelbeginsels, die over het geheel zeer gemakkelijk tot ontwikkeling gebracht kunnen worden. Dit blijkt o. a. uit het feit, dat men bij stekken, welke met de basis in water geplaatst zijn en die zich overigens in droge

lucht bevinden, vaak kan waarnemen, dat niet ver van den top, onder de uitloopende knoppen, opzwellingen van de schors zijn te zien, een bewijs, dat hier de wortelbeginsels zich beginnen te ontwikkelen. Voor de beoordeeling van den aard dezer correlatie is het van groot belang uit te maken of de genoemde invloed alleen door den uitgroeienden knop wordt uitgeoefend, of dat ook de aanwezigheid van den knop op zich zelf reeds een zoodanigen invloed heeft. Deze vraag is echter moeilijk te beantwoorden, omdat men onder de omstandigheden, welke gunstig zijn voor de wortelvorming, de knopontwikkeling moeilijk geheel kan onderdrukken. Sommige waarnemingen maken het echter waarschijnlijk, dat reeds bij de aanwezigheid van één of meer knoppen, welke volkomen in hun ontwikkeling belemmerd zijn (voor zoover uitwendig waarneembaar) de wortelvorming sneller en krachtiger plaats grijpt dan bij totale verwijdering. Vooral echter wanneer de knoppen krachtig uitgroeien, is de invloed op de wortelvorming zeer duidelijk. Deze kan zich dan, bij voldoende vochtigheid, vooral sterk doen gevoelen op de ontwikkeling van de wortelbeginsels, die in het naar onderen aangrenzende internodium gelegen zijn; hierbij valt dan waar te nemen, dat de in de onmiddellijke nabijheid van den knop zich bevindende wortelbeginsels zich het krachtigst ontwikkelen. Onder andere omstandigheden kan die invloed zich op veel lager gelegen internodiën doen gevoelen. Hierbij kan men vaak opmerken, dat hij eenzijdig is, d. w. z. in hoofdzaak beperkt blijft tot die zijde van de stek, waar zich de knop bevindt.

Salix en *Populus*.

Bij verschillende *Salix*- en *Populus*-soorten werd de wortelvorming nagegaan. In den regel werden hiertoe de stekken in cylinders geplaatst met het ondereind in water en verder in zeer vochtige lucht. De meeste onderzochte soorten vormden hierbij snel wortels over de geheele lengte van de stek, of een groot deel ervan; sommige echter vormden geen wortels, of eerst na langen tijd en dan nog slechts alleen aan de basis of in de onmiddellijke nabijheid daarvan. Het anatomisch onderzoek leerde, dat de eerstgenoemde planten wortelbeginsels bezitten, de laatstgenoemde niet.

Salix.

Wortelbeginsels werden bij de volgende soorten gevonden: *Salix amygdalina, S. pulchra, S. alba vitellina britzensis, S. nigricans, S. rotundifolia, S. laurifolia, S. discolor, S. regalis, S. babylonica.*

Zij ontbreken bij *S. caprea* en *S. aurita* (?).

Populus.

Bij de volgende werden wortelbeginsels gevonden:

Populus nigra var. pyramidalis, P. trichocarpa, P. Simoni, P. thevestina.

Zij ontbreken bij *P. alba.*

Ook bij de proeven met *Salix*- en *Populus*-soorten komt in het algemeen de bevorderende invloed van de knoppen op de wortelvorming aan den dag. Evenals bij *Ribes nigrum* is deze invloed vooral dan sterk waar te nemen, wanneer de stekken met de ondereinden in het water geplaatst zijn, zoodat de knoppen krachtig kunnen uitloopen. Het vermoeden ligt voor de hand, dat zulke stekken meer water opnemen, dan die waarbij de knoppen zijn verwijderd. De vraag rijst dus, of misschien deze grootere wateropname te beschouwen is als de oorzaak van de sterkere wortelvorming. Men kan veronderstellen, dat de weefsels der eerstgenoemde stekken sterker worden doordrenkt en dientengevolge ook de wortelbeginsels meer water tot hun beschikking krijgen. Uit het onderzoek blijkt, dat inderdaad de knopdragende stekken over het algemeen meer water opnemen dan de knoplooze, althans wanneer de knoppen krachtig gaan uitloopen. Toch wijzen verschillende feiten er op (zie bldz. 119), dat deze grootere wateropname niet de (hoofd)oorzaak is van de sterkere wortelontwikkeling der eerstgenoemde; hieronder is vooral te noemen: de invloed, die — bij verwijdering der knoppen — door de nevenoogen blijkbaar wordt uitgeoefend en voorts ook het feit, dat in verschillende gevallen een voorsprong in de wortelvorming werd waargenomen, wanneer de stekken zich niet met de basis in water bevonden.

In sommige gevallen bleek, dat de verwijdering der knoppen ook op de basale callusvorming een belemmerenden invloed heeft. Bij *Populus Simoni* werd waargenomen, dat het wegnemen van alle knoppen de apicale callusvorming (aan de daardoor gevormde wonden) sterk bevordert. De uit dit callus zich ontwikkelende adventiefspruiten (en vermoedelijk ook reeds de vorming der apicale callusknobbels) bevorderen eveneens de wortelproductie.

Vitis.

Ofschoon de druif zeer gemakkelijk wortels vormt, zijn bij deze plant geen gepraeformeerde wortelbeginsels aanwezig. De wortels treden op in overlangsche reeksen, welke correspondeeren met de mergstralen.

De primaire mergstralen doorloopen hier onafgebroken een geheel internodium en zetten zich voor een deel door den knoop

voort. De wortels treden bij voorkeur op tegenover deze primaire mergstralen. Dit zal ook hier verklaard moeten worden uit het feit, dat door deze mergstralen een snel transport van voedingsstoffen en water in radiale richting mogelijk is en dat in het bijzonder de primaire mergstralen met het merg een samenhangend geheel vormen (mede ook door het optreden der breede mergverbindingen in de knoopen. Veelal gaat (althans bij het stekken in vochtig zand of in d.g. substraat) aan de wortelvorming basale callusvorming vooraf. Het hangt van verschillende omstandigheden af of de wortels in hoofdzaak beperkt blijven tot het onderste deel van den stengel en dus dicht boven het callus voor den dag komen of dat zij in reeksen een groot deel van het internodium beslaan.

De polariteit kan dan tot uiting komen, doordat de onderste wortels het eerst optreden, zoodat men, in een volgend stadium, in de reeks een afname in lengte waarneemt van onderen naar boven. Veelal echter zijn de wortels over de geheele reeks van gelijke lengte, of wel men vindt de langste bovenaan in de reeks. De wortelvorming kan rondom vrij gelijkmatig plaats vinden. Er bestaat echter een zekere bevoorrechting van de sectoren, waarin de knop aan het boveneind van het internodium geplaatst is en van den daartegenoverliggende. Dit is ook waar te nemen aan stekken, waar de knoppen verwijderd zijn; het is waarschijnlijk een gevolg van den anatomischen bouw van den stengel. Men zal het in verband moeten brengen met het feit, dat de meer mediaan gelegen mergstraalparen meer een in de knoopen samenhangend geheel schijnen te vormen.

De knop oefent (vooral wanneer hij zich ontwikkelt) een krachtigen invloed uit op de wortelvorming, waardoor deze eenzijdig sterk bevorderd kan worden. Deze invloed doet zich vaak over grooten afstand (verschillende internodiën) gevoelen. Hierdoor kunnen eenzijdige wortelreeksen optreden (in den sector, waarin de knop geplaatst is) of men kan, bij sterk basale wortelvorming, opmerken, dat de wortels aan de zijde van den knop het krachtigst zijn. Door verwijdering van den knop wordt de wortelvorming in hooge mate belemmerd: in het algemeen zijn dan de wortels geringer in aantal, zij hebben veel langeren tijd noodig om zich te ontwikkelen, en zij zijn meer opgehoopt aan de basis. Bovendien hebben zij een ander, min of meer abnormaal voorkomen: zij zijn opvallend dik en stijf, in den regel recht en weinig of niet vertakt. Hieruit is af te leiden, dat voor een normale wortelvorming bij *Vitis* een zekere invloed, van den knop uitgaande, noodzakelijk is. Door de proeven (in het bijzonder de 1ste proef met druivestekken, zie blz. 145), wordt het waarschijn-

lijk gemaakt, dat in het algemeen de zich ontwikkelende knop in het naar onderen aangrenzende internodium een verandering teweeg brengt, die gunstig is voor de ontwikkeling van wortels (in het bijzonder aan de zijde, waar zich de knop bevindt).

Evenals bij *Ribes nigrum* krijgt men echter bij *Vitis* den indruk, dat reeds de aanwezigheid van één of meer knoppen (ook wanneer zij volkomen in hun ontwikkeling belemmerd worden) het proces der wortelvorming gunstig beïnvloedt.

Voorts bleek, dat ook de wijze, waarop de knop zich ontwikkelt, van invloed is, zoowel op de plaatsing als op de geaardheid der wortels. Er werd waargenomen (in het bijzonder bij de 6de proef), dat bij verwijdering der knoppen, de wortelvorming alleen plaats vond aan de basis (althans langen tijd daartoe beperkt bleef). Waar bij de stekken, uit één internodium bestaande, met één knop, deze zich betrekkelijk langzaam, weinig krachtig ontwikkelde, trad over een groot deel van het internodium wortelvorming op, typisch in overlangsche reeksen, zonder uitgesproken polariteit, aan de knopzijde het krachtigst. De geaardheid dezer wortels (naderend tot die van knoplooze stekken) wijst er op, dat de invloed van den knop zich hier slechts zwak doet gevoelen. Waar de knop sneller en krachtiger was uitgeloopen, trad een meer basale wortelvorming op, waarbij de geaardheid der wortels er op wees, dat de invloed van den knop zich hier sterker doet gevoelen. Hieruit is af te leiden, dat bij snelle, krachtige knopontwikkeling, de invloed van den knop zich ook sneller naar onderen voortplant. Zoo althans moet men het m. i. verklaren, dat in dit geval een sterke basale wortelvorming wordt waargenomen, voordat er longitudinale wortelreeksen optreden. In deze zelfde proef werd eveneens bij de uit twee internodiën bestaande stekken waargenomen, dat ook bij krachtige ontwikkeling van den bovensten knop een wortelvorming optrad, welke veel overeenkomst vertoonde met die van de eenledige stekken, met zwak uitloopenden knop. Hierin is m. i. een aanwijzing te zien, dat we hier te maken hebben met een zich van boven naar onderen voortplantende werking, waarbij in het laatstgenoemde geval de invloed van den krachtig uitloopenden knop min of meer werd opgeheven door den grooteren afstand tot de basis.

Ten slotte is te vermelden, dat bij de laatste (6de proef), waarbij een vergelijking gemaakt werd tusschen de wortelvorming van knopdragende en knoplooze stekken, geheel afwijkende resultaten werden verkregen, daar hier de wortelvorming der laatste niet geringer, integendeel iets krachtiger en over het algemeen genomen wat gelijkmatiger was dan bij de

eerste. De resultaten van deze proef met materiaal, dat geen of slechts een korte rustperiode had doorgemaakt (31 October ingezet), wijzen er op, dat de invloed der knoppen in hooge mate afhangt van den tijd van het jaar in verband met de normale periodiciteit van de ontwikkeling der plant.

Betreffende de callusvorming werden, meer terloops, eenige waarnemingen gedaan, in het bijzonder bij *Vitis*, waaromtrent — meer als voorloopige indruk — het volgende is op te merken: Bij geen van de onderzochte planten bestaat een nauw verband tusschen de (basale) callusvorming en de wortelvorming. Bij de druif werd in sommige proeven de indruk gewekt, dat bij een normaal verloop de vorming van een calluswal aan de wortelvorming voorafgaat. Latere waarnemingen waren echter weder geheel hiermede in strijd en gaven aanleiding tot de volgende (voorloopige) conclusie: De vorming van het basale callus en de wortelvorming zijn twee van elkaar onafhankelijke processen, die beide op verschillende wijzen afhankelijk zijn zoowel van de inwendige factoren als van uitwendige omstandigheden. Onder de inwendige factoren schijnt ook de invloed van den knop van beteekenis te zijn voor de callusvorming. In verschillende gevallen werd min of meer duidelijk waargenomen, dat zoowel het geheel verwijderen van den knop, als ook het belemmeren van de ontwikkeling er van, een ongunstigen invloed heeft op de basale callusvorming.

Ik wil voorts nog eenige punten van algemeene beteekenis releveeren:

WONDWORTELS EN MORPHOLOGISCHE WORTELS.

In het voorafgaande hoofdstuk (zie bldz. 159) heb ik als voorloopige conclusie de meening geuit, dat het verband tusschen de basale callusvorming en de wortelvorming niet zoo nauw is als men gewoonlijk wel veronderstelt (zie o. a. de opvatting van MOLISCH, bldz. 2). Men vindt in het voorafgaande onderzoek betrekkelijk weinig betreffende de callusvorming vermeld. Ik wil hiermede niet zeggen, dat de voorstelling, die de practici zich gevormd hebben, geheel bezijden de waarheid is. Bij het stekken, zooals dit in de praktijk geschiedt, gaan beide processen vaak hand in hand. Inderdaad ziet men daarbij zeer dikwijls de wortels aan de basis opgehoopt. Het komt mij voor, dat men bij een nauwkeurig onderzoek in den regel zal kunnen onderscheiden:

a. wortels, die zich in de onmiddellijke nabijheid van het basale wondvlak ontwikkelen;

b. wortels, die min of meer nauw verbonden zijn aan zekere morphologisch bepaalde plaatsen.

De eerste zou men als wondwortels, de tweede als morphologische wortels kunnen aanduiden.

De laatste kunnen òf zich uit wortelbeginsels ontwikkelen (*Ribes nigrum*, vele *Salix*- en *Populus*-soorten) òf uit bepaalde celgroepen of celreeksen, die wel een zekere praedispositie bezitten, doch uitwendig zich niet onderscheiden van de omringende weefsels.

Of nu de wondwortels in het callus òf in de oorspronkelijke stengelbasis aangelegd worden, zal in ieder afzonderlijk geval nader onderzoek moeten uitmaken.

Het is blijkbaar al een zeer oude meening, dat de wortels in den regel uit het callus zouden ontstaan. Reeds AGRICOLA beschouwde het callus als een „materia ad radices promovendas"; dat deze opvatting een zeer taai leven heeft, blijkt uit de boven aangehaalde plaats bij MOLISCH. Niettemin had het onderzoek van STOLL (zie bldz. 26) reeds geleerd, dat de wortels in den regel niet uit het callus ontstaan. Ik heb bij een aantal stekken van verschillende houtgewassen de beworteling nagegaan; het is mij daarbij duidelijk geworden, dat het zonder nauwkeurig onderzoek in het algemeen moeilijk is uit te maken of de wortels inderdaad uit het callus zelf ontspringen, of dat ze hooger aangelegd worden en slechts het callus doorboren (of door den groei van het callus met hun basis daarin besloten worden). In sommige gevallen kreeg ik weliswaar den indruk, dat zij uit het callus zelf ontstaan, zoo bij *Thujopsis dolabrata, Acanthopanax spinosa, Abelia floribunda* e. a. Doch met zekerheid zou ik dit niet durven beweren, vooral ook, omdat bij dit materiaal (uit de praktijk afkomstig) de stekken vaak vlak onder een knoop waren doorgesneden of ook wel van een „hieltje" (een stukje van het oudere hout) voorzien waren, waardoor de zaak eenigszins gecompliceerd wordt. In een aantal gevallen was duidelijk zichtbaar, dat de wortels niet uit het callus zelf, doch dicht daar boven aangelegd waren.

De morphologische wortels zijn in sommige gevallen van geringer beteekenis dan de wondwortels; in andere gevallen zijn het hoofdzakelijk de eerste, welke gevormd worden. Bij planten met sterk ontwikkelde wortelbeginsels, zooals *Ribes*-, *Salix*- en *Populus*-soorten, treden in hoofdzaak morphologische wortels op. Daarnaast kunnen echter ook wondwortels optreden (zie b.v. bldz. 129). In andere gevallen worden hoofdzakelijk wondwortels gevormd en treden de morphologische wortels daarbij geheel op den achtergrond. Het vermogen tot de vorming daarvan behoeft daarom nog niet geheel te ontbreken. Zoo nam ik bij stekken van *Sambucus nigra* waar, dat in den regel alleen wondwortels ge-

vormd worden; soms echter ontstonden er bovendien ook enkele uit de knoopen. (Evenzoo VOECHTING, Organbildung I).

De plaatsing der morphologische wortels houdt ongetwijfeld steeds verband met het geheele bouwplan van den stengel. Het microscopisch onderzoek zal voor ieder geval afzonderlijk deze plaatsing met den anatomischen bouw, in het bijzonder het verloop van vaatbundels en mergstralen, in verband moeten brengen. Na hetgeen hierover in hoofdstuk II en bij de verschillende behandelde planten gezegd is, behoef ik daarover hier niet verder uit te weiden.

INVLOED DER KNOPPEN; THEORETISCHE BESCHOUWINGEN.

In hoofdstuk II werd uiteengezet, dat volgens de waarnemingen van PRUNET in het algemeen het schorsweefsel in de omgeving der knoppen verdikt is en de elementen rijk aan reservestoffen zijn; voorts hoe de breede mergstralen, door het uittreden der bladbundels ontstaan, een gemakkelijke communicatie toelaten tusschen de basis van den knop en het merg. Dat er van den knop een zekere invloed kan uitgaan, vooral wanneer zich bij zijn uitloopen een reeks van chemische processen afspeelt in deze parenchymatische weefsels, is op zich zelf zeer aannemelijk.

Ik wil thans dezen invloed aan een nadere beschouwing onderwerpen. Niet, dat ik mij voorstel, dat het voorhanden feitenmateriaal reeds een zeer solide basis voor speculatieve beschouwingen oplevert. Ik hoop er echter in te slagen van sommige der in hoofdstuk VIII beschreven verschijnselen een plausibele verklaring te geven. Wellicht ook kunnen eenige gezichtspunten voor verder onderzoek van belang zijn.

Betreffende den invloed der knoppen op de wortelvorming heb ik in de literatuur slechts zeer weinig gevonden. Terloops vermeldt SCHUBERT er iets over (zie hoofdstuk I, blz. 64). Van meer belang zijn de waarnemingen van PLETT. Daar deze zijn opgenomen in een tot nu toe ongepubliceerde dissertatie, wil ik ze hier eenigszins uitvoerig meedeelen. PLETT vermeldt de bedoelde waarnemingen in een hoofdstuk over: De oorzaken van de localisatie der regeneraten, onder „Voedingsverhoudingen". De schrijver heeft eenige onderzoekingen uitgevoerd omtrent de verspreiding van het zetmeel in de internodiën, vóór en na de proefneming. Hij gebruikte hiertoe soorten, die niet of slechts zeer langzaam regeneraten vormen, om den invloed der adventieve organen te vermijden. Hij komt tot de conclusie, dat in vele gevallen duidelijk een ophooping van het zetmeel aan de basis waarneembaar is. Nooit was dit aan den top het geval. „Es scheint also die Tatsache festzustehen, dass in isolierten

Internodien die Nährstoffe nach der Basis zuströmen". Voorts doet hij waarnemingen over den invloed der bladeren en knoppen op de wortelvorming. Stekt men dubbelinternodiën met tegenovergestelde bladeren, dan vormen zich de adventiefwortels gelijkmatig rondom de basis. Gaat men uit van dubbelinternodiën met één blad (of van eenzijdig ontbladerde), dan onstaan in het meerendeel der gevallen de wortels alleen aan de zijde van het blad „oder zum mindesten ist diese Seite an Zahl und Grösse der erzeugten Wurzeln sehr bevorzugt". Dit brengt hem er toe „eingehende Untersuchungen an Doppelinternodiën unter ständigen Variërung der Versuchsbedingungen an zu stellen". Hij gebruikt hiertoe *Aerva sanguinolenta, Solanum Lycopersicum* en *S. nigrum* en verschillende *Cuphea*-soorten.

Bij de eerstgenoemde blijkt: Zijn beide bladeren op den knoop aanwezig, dan ontstaan de wortels rondom aan de basis; is een blad verwijderd, of ook alleen aan 't licht onttrokken, dan alleen aan de tegenovergestelde zijde. Aan de zijde van het laatstgenoemde blad ontstaan zij echter wanneer het andere wordt weggenomen, of wel, wanneer er onder de inplanting daarvan een insnijding in den stengel gemaakt wordt.

Bij *Cuphea* zijn de spruiten in de oksels der bladparen zeer verschillend ontwikkeld. In het onderste deel van de plant overtreft de eene spruit (g.s.) de andere (k.s.) sterk, in het bovenste blijft de laatste zelfs geheel in knoptoestand. Stekt men nu: *a.* hiervan een dubbel internodium met een bladpaar en beide okselspruiten, dan blijkt, dat het aantal wortels aan de zijde van g.s. aanmerkelijk grooter is dan aan de zijde van k.s. *b.* Snijdt men g.s. weg, dan overweegt het aantal wortels aan de zijde van k.s. *c.* Snijdt men beide weg, dan is het aantal gelijk. *d.* Verwijdert men tevens beide bladeren, dan is het aan beide zijden = 0. *e.* Verwijdert men aan één kant blad en spruit, dan is aan laatstgenoemde zijde het aantal wortels weder aanmerkelijk grooter. De beschrijving dezer proeven is echter vrij onvolledig. In de eerste plaats blijkt niet duidelijk of de schrijver met dubbelinternodiën werkte, waar de eene spruit in knoptoestand verkeerde of reeds tot een kleine spruit ontwikkeld was, of dat deze spruit, bij verwijdering van de andere, grootere, zelf krachtiger gaat uitgroeien. Voor de beoordeeling der resultaten maakt dit m. i. veel verschil. De schrijver komt naar aanleiding van deze proeven er toe veel gewicht te hechten aan den voedseltoevoer. Wanneer echter, bij genoemde proef (sub *b*) k.s. aanvankelijk een knop of slechts een kleine scheut is, die tijdens het regeneratie-proces uitloopt tot een krachtige loot, dan kan er m. i. van een voedseltoevoer naar de wortels aan deze zijde weinig sprake

zijn; veeleer zal het tegendeel het geval zijn. Onderzoekingen naar het zetmeelgehalte werden bij *Cuphea* niet verricht „da das in Alkohol eingelegte Material zur Zeit der Untersuchung keine Stärke-reaktion zeigte". Intusschen toont volgens schrijver het microchemisch onderzoek bij andere soorten (*Aerva, Solanum*) een strenge localisatie van het zetmeel overeenkomstig de plaats der voedende organen. De bevoorrechting van de wortelvorming aan de beter gevoede zijde „steht wohl sicher mit der Anwesenheit der grösseren Nährstoffmenge in ursächlicher Beziehung. Die volständige Wurzellosigkeit wie sie bei manchen einseitig entblätterten Doppelinternodien an der Basis der blattfreien Seite auftritt, ist wohl darauf zurückzuführen, dass die von vornherein besser ernährten Anlagen der Blattseite durch reges Wachstum auch die wenigen Nährstoffe von der anderen Seite anziehen und so die hier vorhandenen Wurzelanlagen gewissermassen aushungern".

Toch twijfelt PLETT er niet aan, dat er ook andere factoren zijn, die op de localisatie der adventiefwortels invloed uitoefenen. Hij wijst daarbij op eenige proeven, welke een min of meer voorloopig karakter hebben:

1°. met ontbladerde en eenzijdig ontknopte dubbelinternodiën, in koolzuurvrije ruimte: de zijde waar zich de knop bevindt, is bevoorrecht wat betreft de wortelvorming.

2°. „Dieser Einfluss der Achselknospe tritt auch dann schon zu Tage, wenn man das Austreiben derselben durch Eingipsen des Knotens verhindert. Während im letzteren Falle lediglich ein von der Achselknospe ausgehender Reiz zur Erklärung herangezogen werden kann, können im ersteren auch Transpiration und Atmung eine Rolle spielen."

3°. De bladeren vallen in koolzuurvrije lucht snel af. De invloed der transpiratie wordt daarom aan bebladerde, doch ontknopte dubbelinternodiën van *Aerva sanguinolenta* aldus nagegaan: het eene blad wordt in droog, het andere in vochtig vloeipapier gehuld. De voeding zal dus ongeveer gelijk geweest zijn, doch de transpiratie verschillend. In drie van de acht gevallen toonde zich „eine Bevorzügung der stärker transpirierenden Seite".

Behalve om de bovengenoemde reden, heb ik bij het onderzoek van PLETT uitvoerig stilgestaan, omdat het nauw verband houdt met een vraagstuk, dat mij reeds spoedig sterk interesseerde: de invloed der knoppen op de wortelontwikkeling der stekken. Het feit, dat ook de volkomen in zijn ontwikkeling geremde knop

een zoodanigen invloed heeft, was reeds met groote waarschijnlijkheid uit eenige waarnemingen gebleken; ik aarzelde echter het te aanvaarden, tot ik het in het onderzoek van PLETT, met geheel andere objecten, bevestigd vond.

Ik wil verder de hiervolgende bespreking in hoofdzaak vastknoopen aan mijn waarnemingen bij *Vitis*. Hierbij in het bijzonder bleek, dat de zich ontwikkelende knop een (eenzijdige) toestandsverandering teweeg brengt, die bevorderlijk is voor de wortelvorming. Hoe hebben wij deze toestandsverandering op te vatten? Er valt m. i. niet aan te twijfelen, dat wij deze niet (op de wijze van GOEBEL) in de eerste plaats kunnen toeschrijven aan een transport van bouwstoffen in basale richting. Immers de krachtig zich ontplooiende en uitloopende knop onttrekt water en voedingsstoffen aan de stek, zoodat er hier veeleer sprake kan zijn van een concurrentie, een strijd om voedingsstoffen, waarbij de reeds in knopvorm aanwezige loot een grooten voorsprong heeft op de wortels, welke (bij *Vitis)* nog geheel aangelegd moeten worden. Bovendien heb ik vaak waargenomen, dat ook in het donker uitloopende (dus geëtioleerde), of ook zeer geringe spruiten (zoo b.v. die uit de nevenoogen bij *Salix amygdalina* ontstonden, zie blz. 120), waarbij nog geen sprake kon zijn van de vorming van bouwstoffen, een soortgelijken invloed uitoefenen. Een verklaring, welke berust op een transport van voedingsstoffen, is m. i. daarom in dit geval volkomen uitgesloten. [1])

Ik vat het verschijnsel aldus op: De ontwikkeling van den knop veroorzaakt in het internodium chemische omzettingen, die aanvankelijk hoofdzakelijk beperkt blijven tot de zijde, waar zich de knop bevindt. Door deze processen wordt een prikkel uitgeoefend op de celgroepen, die een zekere praedispositie hebben tot wortelvorming. Van welken aard deze prikkel is, daaromtrent zijn verschillende veronderstellingen te opperen; men kan zich voorstellen, dat bouwstoffen gemobiliseerd worden, b.v. zetmeel omgezet in glycose, waardoor turgorveranderingen mogelijk zijn, bepaalde enzymen kunnen optreden, of ook potentiaalverschillen kunnen ontstaan, en als gevolg daarvan electrische stroomen.

Dientengevolge wordt de neiging tot wortelvorming in de stek

---

[1]) W. MOGK komt in een belangrijk onderzoek betreffende correlaties van knoppen en spruiten tot deze conclusie wat betreft het wezen dezer correlatie: „das Eine nur will ich hervorheben, dasz bei den von mir untersuchten Fällen die Ernährung der einzelnen Sprosse eine wesentliche Rolle nicht spielt".

Zie Archiv. für Entwicklungsmechanik der Organismen; Bd. 38 (1914).

eenzijdig versterkt, het vormingsproces eenzijdig ingeleid. Het is een voorstelling, die weliswaar nog vaag is, maar wellicht tot op zekere hoogte aan de werkelijkheid beantwoordt.

Ik neem voorts bij de volgende beschouwingen, op grond van mijn eigen waarnemingen, zoowel als die van PLETT, als een vaststaand feit aan, dat reeds de aanwezigheid van den knop, ook bij volkomen belemmering van zijn ontwikkeling, van beteekenis is voor de wortelvorming der stek en daarop in het algemeen een bevorderenden invloed heeft.

Ik moet nu de resultaten van de 4de proef met eenjarige druivestekken in herinnering brengen. Wij namen waar, bij stekken met één knop, uit één internodium bestaande:

1. Bij verwijdering van den knop vindt de wortelvorming plaats aan de basis, met een zekere bevoorrechting der knopsectoren.

2. Bij aanwezigheid van den knop en wanneer deze zich betrekkelijk langzaam tot loot ontwikkelt, wortelvorming over een groot deel van het internodium, typisch in longitudinale reeksen, zonder uitgesproken polariteit en meer alzijdig, ofschoon gewoonlijk aan de knopzijde krachtiger.

3. Bij aanwezigheid van den knop, met krachtige ontwikkeling tot spruit weder een type van wortelvorming, dat herinnert aan 1 wat betreft de plaatsing der wortels: ophooping aan de basis, bevoorrechting der beide genoemde sectoren, doch met aanmerkelijk rijkere wortelvorming en geheel andere geaardheid der wortels.

Er ligt in deze resultaten een zekere tegenstrijdigheid, die echter opgelost kan worden, wanneer wij den invloed van den knop en de zich daaruit ontwikkelde spruit aldus analyseeren:

a. De aanwezigheid van den knop is op zich zelf reeds van groot belang voor de wortelvorming. Zij vergemakkelijkt den aanleg van wortels over het geheele naar onderen aangrenzende internodium; deze invloed doet zich waarschijnlijk rondom (in alle radiën) vrijwel even sterk gevoelen.

b. De zich tot spruit ontwikkelende knop bevordert den groei der wortels en beïnfluenceert tevens sterk hun geaardheid. Hun normale gedaante krijgen zij onder dezen invloed.

Moeten wij hierbij in de eerste plaats denken aan een invloed als gevolg van het ontwikkelingsproces der spruit òf aan een werking, die uitgaat van de bebladerde loot, welke het resultaat is van dit proces? Het is duidelijk, dat deze beide factoren, die in wezen geheel verschillend zijn, niet gemakkelijk uiteen te halen zijn. Hebben wij alleen (of in hoofdzaak) met het eerste te doen, dan mogen we aannemen, dat de invloed vooral in het

begin zeer sterk is; in het tweede geval zal hij toe moeten nemen, naarmate de spruit groeit en tot op zekere hoogte constant blijven (onder dezelfde uitwendige voorwaarden), wanneer men verdere ontwikkeling onmogelijk maakt, b.v. door verwijdering der groeipunten.

Een zoodanige invloed van een geheel ontwikkeld, stationnair orgaan, i. c. van een uitgegroeide spruit, op de wortelvorming heeft m. i. niets onwaarschijnlijks. PLETT nam een dergelijken invloed waar van het blad op de wortelvorming aan de zijde waar het ingeplant was; er zijn in zijn proeven aanwijzingen, dat behalve de vorming van voedingsstoffen ook de transpiratie hierbij een rol speelt. Wanneer wij bedenken, dat een loot met een zeker bladoppervlak alleen reeds door de transpiratie bepaalde eischen stelt aan de watervoorziening (en gedurende geruimen tijd kan functionneeren), terwijl de wortelharen slechts op de jonge deelen der wortels voorkomen en voortdurend vernieuwd moeten worden, komen wij tot de gevolgtrekking, dat er zeer waarschijnlijk door den stengel een of andere werking wordt uitgeoefend, welke deze vernieuwing regelt. De abnormale gedaante van de wortels der knoplooze stekken wordt dus in dit verband duidelijk. Zooals reeds vermeld werd, onderscheiden deze zich, doordat zij veel stijver en dikker zijn dan de normale, bovendien zijn ze weinig vertakt en opvallend blank. Graaft men ze uit, dan blijft er zeer weinig zand aan hechten. De invloed van de spruit (door verwijdering van den knop hier weggevallen) is er dus op gericht het absorbeerend oppervlak van den wortel, door vertakking en vorming van wortelharen te bevorderen [1]). Het is bekend, dat men omgekeerd ook een dergelijken invloed kan waarnemen van het wortelstelsel op de bovenaardsche plant. Daar echter de deelen hier meer morphologisch gedifferentieerd zijn en vaak reeds in den knop aanwezig, uit zich deze hier meer zuiver quantitatief. Zoo ziet men bijv. bij boomen, welke verplant zijn, waardoor dan het wortelstelsel sterk beschadigd is, dat de bladeren in den regel het eerste jaar, aanmerkelijk kleiner zijn dan normaal, waardoor het transpireerend oppervlak verminderd wordt.

Wij willen de hier bedoelde werking voorloopig dus als volgt formuleeren:

De uit den knop zich ontwikkelde spruit bevordert den groei der wortels en verleent hun de normale geaardheid. Deze invloed

---

[1]) Het trekt voorts den aandacht, dat de wortels in den regel zeer stijf en recht zijn (zie fig. 58). Dit schijnt er op te wijzen, dat zij ook zwakker reageeren op uitwendige prikkels, die de groeirichting beïnfluenceeren.

neemt toe, naarmate de spruit (in het bijzonder het bladopper-vlak) in omvang toeneemt.

Wij willen thans nagaan hoe de boven vermelde resultaten (4de proef) zich laten verklaren.

In de eerste plaats zien wij bij de knoplooze stekken — althans gedurende geruimen tijd — een uitsluitend basale wortelvorming, vlak boven den calluswal (indien deze aanwezig is). Wordt dus de invloed van de knoppen te niet gedaan, dan vindt de aanleg der wortels plaats nabij het basale wondvlak; nauwkeuriger: daar waar dit vlak de physiologisch-anatomisch gepraedisponeerde weefselstrooken snijdt, met een zekere bevoorrechting van den sector van den knop en de daar tegenovergeplaatste. Wij kunnen hierin een uiting van polariteit zien. Vermoedelijk speelt een transport van bouwstoffen hierbij wel een rol. PLETT althans vond, dat ook bij geïsoleerde internodiën voedingsstoffen zich in basale richting bewegen. Zeer waarschijnlijk echter acht ik het, dat ook het complex van factoren samengevat als „wondprikkel", hierbij zijn invloed doet gelden. Zooals we nader zullen zien, vertoonen de op reeksen geplaatste internodale wortels vaak hoegenaamd geen polariteit. Het feit, dat hier slechts weinig wortels worden gevormd, dikwijls slechts één enkele, die dan echter in korten tijd zeer snel in omvang en lengte kan toenemen (echter met behoud van het abnormale uiterlijk) wijst er op, dat in het bijzonder ook de eerste aanleg der wortels zeer bemoeilijkt is.

Denken wij ons thans, dat de knop intact gebleven is. Zijn aanwezigheid bevordert dan (op nog volkomen onbekende wijze) den aanleg van wortels in het geheele naar onderen aangrenzende internodium. Nemen wij nu het geval, dat deze knop zich snel tot een betrekkelijk krachtige spruit ontwikkelt. De tweede (sub *b* genoemde) invloed komt dan in het spel. Ik acht het waarschijnlijk, dat wij hierbij te doen hebben met een hormon, dat door de spruit gevormd wordt en zich in den stengel omlaag beweegt. De krachtig uitgroeiende spruit vormt spoedig een zekere hoeveelheid van dit hormon, welke naar de basis van de stek gevoerd wordt. Hier bevordert het den groei der wortels — die, volgens de waarnemingen aan knoplooze stekken, nabij de basis het eerst aangelegd worden — en verleent hun de normale geaardheid. Zoodra zich de basale wortels krachtig genoeg ontwikkeld hebben om aan de behoefte van de bovenaardsche deelen te voldoen, mag men aannemen, dat de internodale wortels (voor zoover aangelegd) zich niet verder zullen ontwikkelen. Men kan dit opvatten als een correlatieve remming: de basale wortels, welke eenmaal een voorsprong hebben, behou-

dens deze doordat zij zoowel de bouwstoffen als het hormon snel verbruiken.

Wanneer zich daarentegen slechts langzaam een spruit van eenige beteekenis vormt, zal er ook slechts langzamerhand een weinig van het hormon gevormd worden. Intusschen is ook de aanleg der internodale wortels verder voortgeschreden. Het trager van boven aangevoerde hormon verdeelt zich over deze internodale wortels, waardoor deze zich ongeveer even sterk ontwikkelen. In sommige gevallen is duidelijk zichtbaar, dat de bovenste het langst zijn (dus het eerst tot ontwikkeling kwamen); veelal echter zijn de wortels der reeksen ongeveer gelijk. Soms zijn aan de basis eenige krachtige wortels aanwezig; in dat geval was dus de aanleg daarvan reeds verder gevorderd. De basale wortels ontbreken echter vaak geheel; deze laatste zijn dan corelatief geremd. Dit berust dus, volgens onze voorstelling hierop, dat het van boven aangevoerde hormon, door de internodale wortels verbruikt wordt, zoodat het de basis niet meer bereikt.

Thans wat betreft de uit twee internodiën bestaande stekken. Wij zagen hier (bladz. 155) dat wij bij krachtig uitloopen van den ondersten knop een type van wortelvorming krijgen, hetwelk geheel beantwoordt aan dat der stekken met één knop, indien deze krachtig uitloopt. (Zie de overeenkomst tusschen het beeld van fig. 62 en fig. 66). De invloed van het bovenste internodium, met zwakken of afgestorven knop is gering. Daarentegen zien wij bij krachtig uitloopen van den bovensten knop een type van wortelvorming, hetwelk in hoofdzaak overeenkomt met dat der eenknoppige stekken, met zwak uitloopenden knop (vergelijk fig. 63 en fig. 67). De invloed van deze krachtig zich ontwikkelende spruit op de aan de basis aangelegde wortels is hier dus oogenschijnlijk geringer dan bij de stekken, die slechts uit één internodium bestaan. Daarentegen is hier een groot deel van het onderste internodium rondom bezet met wortelreeksen. De veronderstelling ligt voor de hand, dat hier de grootere afstand van de spruit (die zich uit den bovensten knop ontwikkelt) de oorzaak is van de verzwakking van haar invloed. Het gevormde hormon heeft hier een langeren weg af te leggen; bovendien moet het hier een knoop passeeren, hetgeen wellicht vertragend en ook verspreidend kan werken. De vaak opvallend gelijkmatige verspreiding der wortelreeksen, rondom het onderste internodium, laat zich m. i. het eenvoudigst verklaren, door aan te nemen, dat het hormon zich op dezen langen weg (en vooral in den knoop) meer over de geheele stengeldoorsnede verspreidt. Wanneer nu het hormon het

onderste internodium bereikt heeft, is hier de aanleg der internodale wortels reeds verder gevorderd, dan bij de eenknoppige stekken het geval is. Het wordt derhalve geheel of grootendeels verbruikt door deze wortels, de basale komen niet of geringer tot ontwikkeling; wij krijgen een wortelvorming, die in hoofdzaak beantwoordt aan die der eenledige stekken, met één zwak uitloopenden knop.

Ook de geaardheid der wortels, is met onze veronderstelling goed in overeenstemming. Hieromtrent werd in hoofdstuk VIII het volgende vermeld (zie bladz. 155): Wanneer wij als ééne uiterste beschouwen de normaal gevormde wortels, zooals wij die waarnemen aan de basis der eenledige stekken met krachtige spruitontwikkeling (zie fig. 66) en als andere uiterste de wortels, zooals die bij knoplooze stekken optreden (zie fig. 58 en 61), dan doet zich het feit voor, dat de wortels, die de reeksen vormen der eenledige stekken met zwakke spruitontwikkeling en vooral ook der tweeledige stekken een uiterlijk vertoonen, dat in vele gevallen sterk aan het laatstgenoemde type, dat der knoplooze stekken, herinnert. Vooral de wortelreeksen der tweeknoppige stekken bestaan gewoonlijk uit rechte gladde, weinig vertakte wortels, waardoor deze reeksen een regelmatig, stijf voorkomen krijgen. Wij zien deze wortelreeksen bij die stekken met één knop optreden, waar deze knop zwak uitloopt. Men kan dit dus toeschrijven aan het feit, dat er slechts weinig van het hormon gevormd wordt. Deze op zich zelf reeds geringe hoeveelheid verdeelt zich nu over een betrekkelijk groot aantal wortels, aangelegd in de longitudinale reeksen. Het wordt zoodoende in zijn werking verzwakt en het is derhalve begrijpelijk, dat de geaardheid dezer wortels herinnert aan die, welke zich geheel zonder invloed van dit hormon vormen, d. w. z. die der knoplooze stekken. Bij de tweeledige stekken met krachtig uitloopenden bovensten knop moeten wij aannemen, dat wel is waar een even groote hoeveelheid van het hormon gevormd wordt als bij de eenledige met zoodanigen knop. Hier worden echter in het onderste internodium rondom reeds een groot aantal wortels aangelegd voor het door de spruit gevormde hormon deze zône bereikt. Dit verspreidt zich nu over den geheelen stengelomtrek en verdeelt zich over een zeer groot aantal wortels. Wanneer de spruit bovendien zwak is, zooals bij het exemplaar op fig. 64 links, kunnen wij veronderstellen, dat het hormon reeds geheel verbruikt wordt in die wortels, welke zich vormen op het bovenste deel van het internodium-stuk, dat zich in het vochtig substraat bevindt. Alleen hier worden wortels gevormd en zij vertoonen zeer duidelijk het type der knoplooze stekken.

Ik heb in het voorafgaande een poging gewaagd den invloed van den knop en de zich daaruit ontwikkelende spruit te analyseeren en wel door dezen te splitsen in: *a.* een werking uitgaande van den knop op zich zelf, die zelfs dan niet wordt opgeheven, wanneer de knop volkomen verhinderd wordt zich te ontwikkelen; b. een werking uitgaande van den zich tot spruit ontwikkelenden knop. De laatste werd beschouwd als een hormonafscheiding en het verband, tusschen wortels en stengelvorming, dat er het gevolg van is, werd dus opgevat als een chemische correlatie. Hierbij werd nog in het midden gelaten of deze correlatie in de eerste plaats een gevolg is van het uitloopingsproces van de spruit, dan wel van de levensfuncties der gevormde bladeren. Vermoedelijk is beide het geval.

Moeilijker is het zich een denkbeeld te vormen van de eerstgenoemde werking. Dat er van een volkomen in zijn ontwikkeling belemmerden knop een zoodanigen invloed op de wortelvorming zou uitgaan, leek mij aanvankelijk zeer onwaarschijnlijk. Het is een verschijnsel, hetwelk b.v. ook volkomen in strijd schijnt met de door PFEFFER gehuldigde opvatting der correlaties. Deze zegt, in zijn „Pflanzenphysiologie" (II, p. 202): „..... dass durch die Thätigkeit, oder wie man auch sagen kann, durch Mangel und Ueberfluss zugleich die Anstösse und Reactionen erweckt werden müssen, die zur Aufrechthaltung des harmonischen Waltens, zur Befriedigung des Bedürfnisses nothwendig sind. Dass in der That die Regulation nicht schlechthin von der Existenz, vielmehr von der Thätigkeit eines Organes (von den functionellen Reizen) abhängt, lehren ebenso die gesammten Erfahrungen".

Langen tijd heb ik dan ook geaarzeld het als een feit te aanvaarden, dat er van een volkomen in rust verkeerenden knop een bevorderende invloed op de wortelvorming zou kunnen uitgaan. Intusschen wezen de waargenomen verschijnselen er telkens op, dat deze invloed bestaat, althans ook van een volkomen geremden knop uit kan gaan. Ik vond vervolgens het feit bevestigd door de waarnemingen van PLETT (zie bldz. 184). PLETT schijnt de beteekenis er van over het hoofd gezien te hebben; hij staat er ten minste niet bij stil en merkt alleen op, dat „lediglich ein von der Achselknospe ausgehender Reiz zur Erklärung herangezogen werden kann", zonder zich over den aard van dezen „Reiz" verder uit te laten.

Dat wij hier niet kunnen denken aan bewegingen van voedingsstoffen, bouwmaterialen, is zonder meer wel duidelijk. Evenmin lijkt het mij waarschijnlijk, dat we te doen hebben met een

proces van interne secretie, afscheiding van hormonen of iets van dien aard.

In het algemeen kunnen wij veilig aannemen, dat alle verklaringen, die berusten op een actief celleven (met krachtige stofwisseling derhalve) hier moeilijk van toepassing kunnen zijn. Ook electrische potentiaalverschillen kunnen hier m. i. geen rol spelen. Op goede gronden neemt men aan, dat ook het ontstaan der electrische stroomen in de plant in het algemeen nauw verbonden is aan stofwisselingsprocessen, zoodat wij het optreden van zulke stroomen bij de in rust verkeerende meristemen der knoppen wel zeer onwaarschijnlijk moeten achten. Evenmin kunnen, naar het mij voorkomt, de denkbeelden van CHILD (1915), betreffende de „relations of dominance and subordination" als gevolg van het bestaan van bepaalde „gradients" ons veel verder brengen. Immers ook deze zijn ten nauwste verbonden met de activiteit der verschillende deelen: „The root of the plant, like the basal end of the animal body, is the morphological expression of the performance of a certain functional activity primarily subordinate to and dependent upon the activities of other parts".

Indien werkelijk door verder onderzoek het feit bevestigd zou worden, dat ook een volkomen in rust verkeerende knop een bevorderenden invloed op de wortelvorming uitoefent, zou men geneigd kunnen zijn, zijn toevlucht te nemen tot „morph-aesthetische" voorstellingen, volgens welke reeds door den vorm der verschillende lichaamsdeelen en hun ligging t. o. van elkaar, zekere prikkels zouden opgewekt worden, die het verdere ontwikkelingsproces beheerschen en in bepaalde banen leiden. Of wij echter hiermede ons in een richting zouden bewegen, welke voor verder onderzoek vruchtbaar zou blijken, is zeer te betwijfelen. Willen wij verder doordringen in de hier bedoelde correlatie dan zullen we daarbij m. i. met het volgende rekening hebben te houden: Het bewijs dat een knop inderdaad volkomen in rusttoestand verkeert, tijdens het ontwikkelingsproces van den wortel is moeilijk te leveren. In de tweede plaats zal men onderscheid dienen te maken tusschen den knop, die tengevolge der periodiciteit in een rusttoestand verkeert en die, welke door uitwendige belemmering, verhinderd wordt zich te ontwikkelen, zooals dit bij de ingegipste knoppen het geval is. Voorts is op te merken, dat naar alle waarschijnlijkheid de rusttoestand der knoppen toch nooit volslagen rust is. Wij spreken van een rusttoestand, omdat de knoppen gedurende een zekeren tijd weinig of geen groei vertoonen en ook wanneer men de uitwendige factoren zoo gunstig mogelijk maakt, blijk geven in een toestand te verkeeren, waarin zij voorloopig het vermogen missen zich

verder te ontwikkelen of zich te ontplooien. Hiermede is echter volstrekt niet gezegd, dat in het inwendige der knoppen alle levensprocessen volkomen zijn stopgezet. Veeleer is er reden om aan te nemen, dat zich gedurende den rusttoestand in het inwendige der knoppen, zij 't ook langzaam, processen afspelen, waardoor zij langzamerhand de geschiktheid tot verdere ontwikkeling en ontplooiing krijgen; zoodat zij, wanneer in de natuur de daarvoor gunstige voorwaarden optreden, hiertoe kunnen overgaan. Dit is, althans voor zoover het bloemknoppen betreft, ook gebleken uit het onderzoek van ASKENASY (1877). Deze zegt (p. 826): „Aus den eben angeführten Thatsachen geht deutlich hervor, dass die Blütenknospen der Kirsche zwischen Ende October und Ende December eine Aenderung in ihrer Beschaffenheit erleiden, die sich nicht in einer Gewichts- oder Grössenzunahme der Theile, sondern nur in dem verschiedenen Verhalten zu höheren Temperaturgraden zu erkennen gibt. Es liegt nahe anzunehmen, dass diese Aenderung chemischer Art ist. Mann kann sich z. B. denken, dass erst innerhalb dieser Zeit in den wachsthumsfähigen Theilen der Knospen ein der Diastase ähnlicher Stoff gebildet wird, der sich von da aus in das übrige Gewebe des Stammes verbreitet und hier die Stärke und andere Reservestoffe, die in bestimmten Zellcomplexen, namentlich in den Markstrahlen des Holzes aufgespeichert sind, in Lösung bringt". Ook FISCHER (1891) maakt melding van stofwisselingsprocessen in de knoppen gedurende den rusttoestand: „Auch in den Knospen der Bäume finden im Winter wichtige Veränderungen der Reservestärke statt. Ein Theil derselben wandert in die anfangs stärkefreien embryonalen Organe, ein anderer erleidet andere unbekannte Umsetzungen"..... „Die genannten Stärkewandelungen, mit denen die Bildung von Glycose verbunden ist, liefern in derselben eine grössere Menge leicht verathembares und damit Triebkraft spendendes Material, welches zur Knospenentfaltung erforderlich, im October aber nicht vorhanden ist"..... Wanneer wij dus den knop hebben op te vatten als een orgaan, dat weliswaar uiterlijk in rust verkeert, doch waarin zich inwendig bepaalde processen afspelen, wordt het feit, dat er ook van een uiterlijk in rust blijvenden (dus niet uitloopenden) knop een werking kan uitgaan, die de wortelvorming bevordert, wel minder wonderlijk. Wanneer wij den knop ingipsen, b.v. in December, wanneer deze processen reeds een eind gevorderd zijn, en de stek brengen in voor de wortelvorming gunstige temperatuur, hooger dus dan waaraan de knop onder normale omstandigheden zou zijn blootgesteld, dan bestaat bovendien de mogelijkheid, dat deze stofwisselingsprocessen versneld worden

en de invloed zich nog sterker doet gevoelen. Gaan zij zoover, dat — bij afwezigheid van de belemmering — de knop zou gaan uitloopen, dan moeten wij aannemen, dat er een toestand van spanning ontstaat, een toestand, die wij voorloopig niet nauwkeuriger kunnen beschrijven, doch die zich b.v. kan uiten in een verbreken van het gipsverband, indien dit niet krachtig genoeg is. Het is zeer goed aan te nemen, dat van een zoodanigen knop — ook wanneer het uitloopen volkomen belet wordt — een werking uitgaat, waardoor de wortelvorming wordt bevorderd.

Aan den anderen kant wordt het begrijpelijk, dat de inwendige toestand van den knop van groote beteekenis kan zijn t. o. van de hier bedoelde werking. Het komt mij niet onwaarschijnlijk voor, dat de knop, welke juist den rusttoestand is ingegaan, waarin dus de bedoelde processen nog niet of nauwelijks in gang gezet zijn, een knop derhalve, die door inwendige oorzaken de mogelijkheid mist zich op het bedoelde tijdstip te ontwikkelen, ook geen of slechts geringen invloed op de wortelvorming zal hebben. Onder dit gezichtspunt wordt het resultaat van de 6e proef met eenjarige druivestekken (zie hoofdstuk VIII, bladz. 157), dat mij aanvankelijk verraste, wellicht begrijpelijk. Ik wil ten slotte dit nog wat nader toelichten: Ik moet dan in de eerste plaats opmerken, dat bij alle daarvóór vermelde proeven, waarbij knopdragende en knoplooze stekken werden vergeleken, materiaal gebruikt werd (snoeisel), dat, nadat het van de planten gesneden was, buiten was opgekuild, zoodat de knoppen eenigen tijd in rust verkeerd hadden, blootgesteld aan een lagere temperatuur dan in de kas. Deze tijd was in sommige gevallen betrekkelijk kort, zooals b.v. in het eerstgenoemde geval (bladz. 149), waar niettemin het resultaat zeer sprekend was. In de andere gevallen duurde deze rusttijd aanmerkelijk langer. Bij de laatstgenoemde proef werd echter het materiaal onmiddellijk gestekt, nadat het van de planten was weggesneden. De stekken kwamen in een warme kas en de knoppen werden derhalve blootgesteld aan een temperatuur, die t. o. van hun normale periodiciteit abnormaal hoog was. Waar nu hier bleek, dat de knoppen niet uitliepen en volstrekt géén bevorderenden invloed hadden op de wortelvorming, ja zelfs, dat de knoplooze stekken gemiddeld nog meer en regelmatiger wortels vormden, dan de knopdragende, moeten we wel de gevolgtrekking maken, dat deze knoppen, die nog geen geschiktheid hadden tot verdere ontwikkeling, ook geen bevorderenden invloed op de wortelvorming uitoefenden. Men moet aannemen, dat deze knoppen, blootgesteld aan een abnormaal hooge temperatuur, in een ongunstige conditie komen en hierdoor de geheele stek eenigszins

ongunstig beïnfluenceeren. De sterke wortelvorming dezer stekken, zoowel van de knopdragende als de knoplooze, toont, dat het regeneratieproces op zich zelf onafhankelijk is van de periodiciteit, waaraan de plant is onderworpen. Dit is geheel in overeenstemming met de resultaten van SIMON (1906). Deze zegt o. a. (p. 34): „Schon bei dem Wurzelwachstum ist die Ruhe nur eine teilweise, und endlich ist bei allen Wundreaktionen und der Reproduktionstätigkeit (am Callus u.s.w.) eine solche überhaupt nicht zu konstatieren." .... Die Wundreaktionen sind während der ganzen Ruheperiode realisierbar". In ons geval schijnt het dus, dat het regeneratieproces zelfs eenigszins vertraagd wordt door een nadeeligen invloed, uitgeoefend door de in ongunstige conditie verkeerende knoppen. Het meer regelmatige, eenvormige van de wortelvorming bij de knoplooze stekken moet dan hieraan toe te schrijven zijn, dat deze invloed zich op verschillende stekken in verschillende mate doet gevoelen. (Het is misschien niet geheel toevallig, dat drie van de vier stekken, waarbij genoteerd was, dat zij een zeer opvallend zwaren breeden knop hadden, zich onderscheidden door een betrekkelijk geringe wortelvorming).

De vraag echter, waarom nu deze aan het begin der rustperiode gestekte stengelstukken, ook bij verwijdering der knoppen zoo krachtig wortels vormden, blijft in elk geval moeilijk te beantwoorden. Men krijgt den indruk, dat bij de proeven, die in den nawinter of het voorjaar genomen werden, het normale stofwisselingsproces in den stengel, door het verwijderen der knoppen een zoodanige verstoring ondervond, dat hierdoor de regeneratie der wortels sterk werd belemmerd, terwijl er van een d.g. verstoring geen sprake schijnt te zijn bij de stekken, die in het begin der rustperiode verkeeren. Veel verder dan vermoedens komt men hier echter voorloopig niet.

De invloed der knoppen op de wortelvorming der stekken blijkt een ingewikkeld vraagstuk te zijn. Alleen door een speciaal hierop gericht onderzoek, waarbij aan de periodiciteitsverschijnselen van de plant alle aandacht wordt geschonken en tevens — voor zoover doenlijk — óók aan de daarmede samenhangende inwendige processen, zal het misschien gelukken meer licht hierop te werpen.

Het denkbeeld, dat de wortelvorming in het algemeen geregeld wordt door het bovenaardsche deel van de plant, door middel van één of meer specifieke hormonen, welke door de bladeren gevormd worden en zich door het phloeem omlaag be-

wegen, heeft mij aanleiding gegeven tot eenige beschouwingen, welke ten slotte hier een plaats mogen vinden.

Ik wil hierbij uitgaan van de volgende feiten:

1°. dat in het algemeen de b a s a l e pool (bij stengel en bladstekken) in veel sterker mate het vermogen toont tot het vormen van regeneraten dan de a p i c a l e;

2°. dat de dispositie tot wortelvorming veel verbreider is door de plant (en dat dit proces blijkbaar gemakkelijk in gang gezet wordt), dan tot de vorming van spruiten.

Ter toelichting hiervan is o. a. op te merken: Het is een bekend feit, dat de callusvorming aan de basis over het geheel sterker is dan aan den top. (Zie KUESTER, 1916, Pathologische Pflanzenanatomie; 2e Aufl. p. 75—77). PLETT nam het ook weder waar bij internodiumstukken van kruiden: Steeds is het basale callus aanmerkelijk sterker ontwikkeld dan het apicale, onafhankelijk van de oriënteering.

De wortelvorming is over het geheel (bij afwezigheid van wortelbeginsels) gelocaliseerd aan de basis. PLETT nam (bij zijn onderzoek der regeneratie-verschijnselen aan internodiën) bij 67 soorten, die alléén wortels vormden en bij 27, die wortels en spruiten vormden, waar, dat de wortels streng gelocaliseerd waren aan de basis, onafhankelijk van de oriëntatie. Van de beide calli is uitsluitend het basale callus in staat wortels te vormen, „während das Meristem des apikalen Callus selbst unter günstigsten Bedingungen nicht hierzu schreitet" (SIMON, 1907; zie ook DOPOSCHEG-UHLAR, Hoofdstuk I, blz. 62). Bij de spruitvorming daarentegen is, volgens het onderzoek van PLETT, geen sprake van een algemeen geldende polariteit. Bij sommige soorten ontstaan zij uit het apicale callus, bij andere daarentegen uit het basale of ook wel uit beide calli. Ook door anderen (zoo SIMON) was het ontstaan van spruiten uit basale calli reeds waargenomen. Daar waar PLETT spruitvorming waarnam uit schors of uit grondweefsel, was er evenmin polariteit waar te nemen.

PLETT komt naar aanleiding van zijn waarnemingen tot deze hypothese: „Die inneren Schichten sind polarisiert, die äusseren Schichten und der Kallus sind nicht polarisiert". PLETT laat er zich verder niet over uit, hoe hij zich voorstelt, dat deze polariteit tot stand komt. Het is misschien mogelijk aan dit denkbeeld vasteren vorm te geven, wanneer wij de hier bedoelde verschijnselen in verband brengen met de door HABERLANDT waargenomene betreffende den invloed van het phloeem op de celdeelingsprocessen in kleine weefselstukjes.

Indien mijn veronderstelling juist is (zie hoofdstuk I, bldz. 69), dat de hormonen niet in het phloeem gevormd worden, doch dat

zij alleen zich daardoor omlaag bewegen, bestaat de mogelijkheid, dat het hormon (waarvan HABERLANDT het bestaan waarschijnlijk gemaakt heeft) hetzelfde is, als dat, hetwelk ik aanneem, als de bewerker der wortelvorming. Weliswaar vindt men in de waarnemingen van HABERLANDT weinig steun voor deze opvatting. Het is echter duidelijk, dat bij de inrichting zijner proeven (met zeer kleine weefselstukjes) de verwonding een groote rol speelt en de oriëntatie der celwanden in de eerste plaats hierdoor bepaald wordt (volgens de meening van HABERLANDT door de werking der wondhormonen), waarbij de van het phloeem uitgaande prikkel in vele gevallen blijkbaar noodzakelijk is, om celdeelingen mogelijk te maken.

Nemen wij derhalve aan, dat door het phloeem zich deelingshormonen naar omlaag bewegen, dan volgt hieruit, dat vooral aan de basis een sterk deelingsproces zal optreden; er heeft hier — wellicht onder medewerking van wondhormonen — een levendige celvermeerdering plaats, die leidt tot de vorming van het basale callus. Het feit, dat bij stengelstukken in het algemeen een basipetale beweging van bouwstoffen plaats vindt (PLETT) kan hier mede van invloed zijn. Het is echter ook mogelijk, dat het als gevolg van de sterkere weefselvorming aan de basis is op te vatten.

Indien het nu juist is, dat het bedoelde hormon in hoofdzaak het karakter heeft van een wortelvormend, dan is het duidelijk, dat naast dit proces van callusvorming, dat van wortelvorming kan optreden, hetzij gelijktijdig (ook wel vóór) of na de callusvorming. Door den voortdurenden aanvoer der hormonen van boven af, treden er in de basis van den stengel deelingen op, in bepaalde celgroepen, waardoor de vorming van één of meer wortels wordt ingeleid. Op dèze wijze wordt het duidelijk, waarom in het algemeen de wortelvorming (althans wanneer er geen beginsels aanwezig zijn) gelocaliseerd is aan de basis en tevens endogeen plaats vindt, in celgroepen, wier ligging verband houdt met den aanvoer der hormonen (vaatbundels, phloeem) en voedingsstoffen (mergstralen, phloeem).

Wij komen zoo tot deze opvatting: de endogene, sterk polaire wortelvorming houdt verband met een regelmatig zich door het phloeem omlaag bewegend hormon, de exogene stengelvorming (uit schors of epidermis, of wel uit callus) is niet polair, houdt geen verband met een zoodanige beweging en is dientengevolge minder streng gelocaliseerd.

Ook in de calli is er een principieel verschil tusschen den aanleg der spruiten en die der wortels: De spruiten worden exogeen aangelegd, in apicaal of in basaal callus, en van den

aanleg van de spruit uit vormt zich de vaatbundel, die aansluiting krijgt met het vaatbundelsysteem van de plant.[1]) De wortels worden endogeen aangelegd, uitsluitend in het basale callus, nadat hierin vaatbundelweefsel gevormd is uit een meristeem, dat als voortzetting van het cambium is te beschouwen. Op de buitenzijde van dit meristeem (zie SIMON, 1907, p. 409) worden wortels aangelegd. Ook in dit callus treedt dus eerst wortelvorming op, nadat de toevoer van het hormon mogelijk is gemaakt, doordat de vaatbundelelementen van uit de oorspronkelijke basis zich in het callus hebben voortgezet.

Uit het voorafgaande schijnt te volgen, dat de vorming der wortels in sterker mate beheerscht wordt door de bovenaardsche plant, dan omgekeerd het geval is, een denkbeeld, dat verwant is met het door CHILD uitgesproken: „The root of the plant, like the basal end of the animal body, is the morphological expression of the performance of a certain functional activity primarily subordinate to and dependent upon the activities of other parts". Terwijl echter CHILD zich deze verhouding van „dominance and subordination" voorstelt als „transmissive" en niet „transportative" (dus niet gebonden aan zich verplaatsende substanties), is zij in onze beschouwing in zoover „transportative", dat zij het gevolg is van een specifieke stof, een hormon, dat door de bovenaardsche plant wordt afgescheiden en omlaag gevoerd ter regeling van de ontwikkeling van het wortelstelsel.

Hierbij is het volgende op te merken: In het algemeen kan men wel aannemen, dat het bovenaardsche deel der plant aan sterkere wisselingen is blootgesteld, wat betreft de uitwendige factoren, die haar ontwikkeling beheerschen, dan het wortelstelsel. Ongetwijfeld doen zich de veranderingen in licht, temperatuur, vochtigheid enz. bij de eerste sterker gelden; reeds hierin zou men een grond kunnen zien voor de noodzakelijkheid, dat de bovenaardsche plant over een specifiek middel beschikt om de ontwikkeling van het wortelstelsel te beheerschen. In de tweede plaats kan men gereedelijk veronderstellen, dat het wortelstelsel reeds direct, in den grooteren of geringeren toevoer van water aan het bovenaardsche deel een middel heeft, om dit in zijn ontwikkeling tot op zekere hoogte te beïnfluenceeren. Tegenover deze waterbeweging, welke direct plaats vindt van de wortelharen naar het

---

[1]) SIMON (1907) vond (bij *Populus*), dat de spruiten ook uit dieper gelegen lagen van het callus kunnen ontstaan. Hij voegt er echter aan toe: „Allerdings scheinen sie niemals direkt endogen zu sein, d. h. aus den Zellen des Cambiums resp. des seine Verlängerung bildenden Meristems zu entstehen". Hij legt er den nadruk op, dat het ontstaan der wortels „prinzipiell verschieden von derjenigen der Sprosse" is.

geheele transpireerende oppervlak van de plant, staat anderzijds de zooveel gecompliceerdere, minder directe beweging van organische bouwstoffen, die in de bovenaardsche plant gevormd worden en vandaar uit voor een deel ook naar den wortel geleid worden.

Zooals in hoofdstuk I reeds vermeld werd, heeft BEYERINCK reeds in 1886 de theorie opgesteld, dat de wortel phylogenetisch te beschouwen is als een gemetamorphoseerde loot en dat de bijwortels het primaire, de hoofdwortel het secundaire lid in de ontwikkelingsreeks zouden zijn. Hiermede verwante denkbeelden vinden wij bij GOEBEL, die met een groot aantal feiten aantoont, dat de tegenstelling tusschen stengel en wortel niet zoo absoluut is als velen wel schijnen te meenen en voorts, dat het „allorhize" plantentype, waarbij wortel en stengel in hoofdzaak gescheiden orgaansystemen zijn, „nicht als der betrachtet werden kann, welcher für die höheren Pflanzen maszgebend ist. Er ist einseitig einer in Mitteleuropa häufig sich findenden Pflanzengestaltung der der Nadelhölzer und der Dikotylen entnommen". In dit verband is verder van beteekenis, wat GOEBEL zegt over de bewortelingder Pteridophyten (Organographie II, p. 1009): „Die Pteridophyten aber gehören in ihren Mehrzahl zu den Pflanzen, bei denen im embryonalen Gewebe der Sproszachsen — also in diesem Falle am Vegetationspunkt — nicht nur Blätter und Seitenzweige, sondern auch Wurzeln angelegt werden. Diesen Typus bezeichnen wir als den homorhizen. Solche Wurzeln als „Adventivwurzeln" zu bezeichnen wäre ganz sinnlos. Sie sind nicht etwas „Hinzugekommenes". Im Gegenteil, es scheint, als ob dieser Typus (der bei Pteridophyten schon bei der Embryoentwicklung hervortritt) der ursprünglichere sei, aus welchem sich der allorhize erst durch Unterdrückung, bzw. Zurücktreten der sproszbürtigen Wurzeln und stärkere Entwicklung einer einzigen ableiten läszt." Op het nauwe verband tusschen bladvorming en wortelvorming, in het bijzonder bij varens, heeft GOEBEL eveneens gewezen (Organographie, p. 1017) en volgens onze waarnemingen zijn er ook bij de Dikotylen sporen hiervan terug te vinden.

Nemen wij BEYERINCK's hypothese over en veronderstellen wij, dat de wortels (naar hun oorsprong) op te vatten zijn als loten, die ten behoeve van de andere, assimileerende en transpireerende loten, gemetamorphoseerd zijn. Het denkbeeld, dat hun ontwikkeling tot op zekere hoogte beheerscht wordt door de „normale" loten wint dan, naar het mij voorkomt, aan waarschijnlijkheid. De „dominance" is niet wederzijdsch, het is er in de eerste plaats een van de assimileerende en transpireerende

loten over de ten behoeve van de wateropname gemetamorphoseerde (gereduceerde). Of deze „dominance", die oorspronkelijk in zijn wezen wel grootendeels een remming („Hemmung") van de ontwikkeling is, inderdaad, zooals ik verondersteld heb, tot stand komt, door den invloed van bepaalde hormonen, welke door de groene loten worden afgescheiden, zal een nader onderzoek moeten uitmaken. Het komt mij voor, dat het een hypothese is, die zich op verschillende wijzen leent voor experimenteele behandeling.

OVERZICHT DER RESULTATEN

Bij *Ribes nigrum* vindt men in den stengel talrijke wortelbeginsels, welker plaatsing in verband staat met de mergstralen, zoowel als met de lenticellen. Dit verband wordt uit de functies dezer verschillende organen verklaard.

Door de aanwezigheid dezer wortelbeginsels wordt de polariteit minder duidelijk. Men vindt ze vaak in grooter getale aan het apicale deel van het internodium, waar, door het verband met merg en mergstraalsysteem, een snelle aanvoer van bouwstoffen verzekerd is. Aan eenledige stekken komt dientengevolge de polariteit niet tot uiting. Aan stekken, die uit verscheidene internodiën bestaan, uit zij zich, wanneer de uitwendige voorwaarden voor alle deelen gelijk zijn, in een afnemende wortelontwikkeling van de basis naar den top.

De knop heeft op de wortelvorming (op het uitgroeien der wortelbeginsels) een sterk bevorderenden invloed, die op het onmiddellijk naar onderen aangrenzende internodium zich doet gelden, wanneer alle stengelleden in voor wortelvorming gunstige omstandigheden verkeeren. Anders kan de genoemde invloed zich tot veel lagere leden uitstrekken.

Vooral de uitloopende knop oefent dezen krachtig uit. Dit is ook het geval bij in het donker geplaatste stekken. Hieruit volgt, dat deze correlatie niet is toe te schrijven aan voedingsverhoudingen (aanvoer van bouwstoffen). Zeer waarschijnlijk gaat er ook van de knop, bij totale onderdrukking zijner verdere ontwikkeling (b.v. door ingipsen), een soortgelijke invloed uit, zij het ook zwakker.

Eenige soorten van *Salix* en *Populus* werden op de aanwezigheid van wortelbeginsels onderzocht. Zij werden gevonden bij: *Salix amygdalina, pulchra, alba vitellina britz., nigricans, rotundifolia, discolor, regalis, babylonica* en bij: *Populus nigra* var. *pyramidalis, trichocarpa, Simoni, thevestina.*

Zij ontbreken bij: *Salix caprea, Salix aurita* en *Populus alba.*

Stekken der eerstgenoemde vormen onder gunstige omstandigheden (ondereind in water, verder in zeer vochtige lucht) in den regel snel wortels over hun geheele lengte of een groot deel ervan; de laatstgenoemde vormen onder deze omstandigheden geen wor-

tels of eerst na langen tijd en dan nog slechts aan of dicht nabij de basis.

Men kan bij *Salix* nodale en internodale wortelbeginsels onderscheiden; de eerste vindt men het meest, en in den regel het krachtigst ontwikkeld. Beider ligging staat in nauw verband met het mergsysteem, doch niet met de lenticellen; de nodale met de breede mergverbindingen, die ontstaan door het uittreden der bladbundels, de internodale met de mergstralen, die de houtsectoren begrenzen, welke correspondeeren met de bundels van het eerste naar boven volgende blad.

Bij de onderzochte *Populus*-soorten, zijn de internodale wortelbeginsels van meer beteekenis dan de nodale. Het verband met de mergstralen is hier minder duidelijk. Ik vond ze in den regel ongeveer tegenover het midden der houtsectoren, correspondeerend met de bundels van de eerste twee naar boven volgende bladeren.

Ook bij stekken van *Salix* en *Populus* is de invloed der knoppen op de wortelvorming onmiskenbaar. De vraag werd onderzocht op de sterkere wortelvorming der knopdragende stekken, vergeleken met knoplooze, toegeschreven moet worden aan een sterkere wateropname der eerstgenoemde. Ofschoon bleek, dat inderdaad deze opname vaak grooter is — vooral wanneer de wortels krachtig gaan uitloopen — wijst toch alles er op, dat dit niet de hoofdoorzaak kan zijn van de sterkere wortelontwikkeling.

Ook op de basale callusvorming heeft de verwijdering der knoppen in sommige gevallen een nadeeligen invloed.

Bij *Vitis* werden geen wortelbeginsels gevonden. De wortels treden hier op in overlangsche reeksen, die correspondeeren met de mergstralen, vooral die welke als de voortzetting der primaire te beschouwen zijn. Deze doorloopen hier onafgebroken geheele internodiën en vormen een samenhangend geheel met het merg, vooral ook door het optreden van breede mergverbindingen in de knoppen.

Er bestaat een zekere bevoorrechting van den sector waarin de knop aan het boveneind van het internodium geplaatst is en de daartegenover liggende.

Deze bevoorrechting is, ofschoon zwakker, ook waar te nemen aan knoplooze stekken en is dus ten deele een gevolg van den anatomischen bouw.

Ook bij *Vitis* is in 't algemeen de invloed van den knop op de wortelvorming zeer groot; zij uit zich in de hoeveelheid, de plaatsing en de geaardheid der gevormde wortels en in de snelheid waarmee zij zich vormen.

Ik heb getracht verschillende door mij waargenomen en reeds bekende feiten met elkaar in samenhang te brengen, door aan te nemen, dat er door de zich ontwikkelende spruiten een of meer hormonen worden afgescheiden, die zich in het phloeem omlaag bewegen. Hiermede wordt in verband gebracht:

1°. de door HABERLANDT geconstateerde beteekenis van het phloeem voor regeneratie-processen (optreden van celdeelingen). Ik neem daarbij aan, dat de hormonen niet — zooals H. veronderstelt — in de leptoomelementen ontstaan, doch alleen daarin getransporteerd worden;

2°. dat de basale pool in veel sterkere mate regeneratievermogen vertoont, dan de apicale (KUESTER, PLETT, e. a.);

3°. dat de dispositie in de plant tot wortelvorming veel verbreider is, dan tot stengelvorming (KUPFER e. a.);

4°. dat de wortelvorming — zoowel de normale als de regeneratieve — endogeen plaats vindt, in celgroepen wier ligging in 't algemeen direct verband houdt met bestaande of nieuw aangelegde vaatbundels (callus), terwijl de aanleg der stengels exogeen is.

Volgens deze opvatting zou dus de bovenaardsche plant beschikken over een specifiek middel ter beheersching van de ontwikkeling van het wortelstelsel. Dit laatste is ondergeschikt aan en afhankelijk van de werkzaamheid der bovenaardsche deelen (CHILD). Men kan dit in verband brengen met de door BEYERINCK opgestelde theorie, dat de wortel phylogenetisch te beschouwen is als een gemetamorphoseerde loot.

LITERATUUR

AGARDH, C. A., 1831, Lehrbuch der Botanik, I Organographie der Pflanzen. Kopenhagen.

AGRICOLA, G. A., 1716, Neu und nie erhörter doch in der Natur und Vernunft wohlgegründeter Versuch der Universal-Vermehrung aller Bäume, Stauden und Blumen-Gewächse. Regensburg.

D'ARBAUMONT, J. 1878, Contribution à l'histoire des racines adventives, à propos des lenticelles du Cissus quinquefolia. (Bull. de la Soc. Bot. de France, 25.)

D'ARBAUMONT, J., 1881, Sur la disposition des faisceaux dans la tige, la feuille et les bourgeons de quelques plantes de la famille des Ampélidées. (Bull. de la Soc. Bot. de France. Sér. 2, T. 3.)

ASKENASY, E., 1877, Ueber die jährliche Periode der Knospen. (Bot. Zeit. 35.)

AUBERT DU PETIT-THOUARS, A., 1809, Essais sur la végétation considéréé dans le développement des bourgeons. Paris.

AUBERT DU PETIT-THOUARS, A., 1815, Histoire d'un morceau de bois. Paris.

BARKER, B. T. and A. H. LEES, 1920, Factors governing fruit-bud formation. (Ann. Rep. Agr. Hort. Res. Stat. Longh Ashton, 1920.)

BEYERINCK, M. W., 1886, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. 25, Amsterdam.

BOEHM, J., 1867, Physiologische Bedingungen der Bildung von Nebenwurzeln bei Stecklingen der Bruchweide. (Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 56.)

BOUCHARDAT, A., 1841, Mémoire sur la théorie des boutures. C. R. Ac. Sc. T. 12, p. 1171.

CANDOLLE, A. P. DE, 1820, Premier mémoire sur les lenticelles des arbres et le dévelloppement des racines qui en sortent. Ann. Sc. nat. T. 7.

CHILD, C. M., 1915, Individuality in organisms. Chicago.

CLOS, D., 1883, Des racines caulinaires. Mém. de l'Acad. des Sc. de Toulouse, Ser. 8, T. 5.

CURTIS, OTIS, F., 1918, Stimulation of root growth in cuttings by treatment with chemical compounds. Cornell University Agr. Exp. St. Mémoir 14.

DARWIN, FR., 1881, The theory of the growth of cuttings, illustrated by observation on the Bramble, Rubus fruticosus. The Journ. of the Linn. Soc. 18.

DEVAUX, H., 1900, Recherches sur les lenticelles. Ann. Sc. nat. Sér. 8, T. 12.

DOPOSCHEG-UHLAR, J., 1911, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 102.

DUHAMEL DU MONCEAU, H. L., 1758, Physique des arbres. Paris.

DUHAMEL DU MONCEAU, H. L., 1768, Traité des arbres fruitiers. Paris.

ERRÉRA, L., 1904—1905, Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux.
Recueil d'oeuvres, Physiologie générale (1910). Bruxelles.

FISCHER, A., 1891, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 22.

FITTING, H., 1909, Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung.
Biolog. Centralblatt 29.

FITTING, H., 1910, Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten.
Zeitschrift f. Bot. 2.

GOEBEL, K. VON, 1898, Organographie der Pflanzen. 1e Auflage, I. Jena.

GOEBEL, K. VON, 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.

GOEBEL, K. VON, 1915—1918, Organographie der Pflanzen, 2e Auflage, II. Jena.

HABERLANDT, G., 1913, Zur Physiologie der Zellteilung, I.
Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin.

HABERLANDT, G., 1914, Zur Physiologie der Zellteilung, II.
Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin.

HABERLANDT, G., 1918, Physiologische Pflanzenanatomie, 5 Aufl. Leipzig.

HABERLANDT, G., 1921, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen.
Beitr. z. Alg. Bot. 2.

HALES, S., 1727, Statical Essays. London.

HANSTEIN, J., 1858, Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes.
Jahrb. f. wiss. Bot.

HANSTEIN, J., 1860, Versuche über die Leitung des Saftes, durch die Rinde und Folgerungen daraus.
Jahrb. f. wiss. Bot. 2.

HARTIG, TH., 1860, Versuche über die Leitung des Saftes.
Jahrb. f. wiss. Bot. 2.

HARTIG, TH., 1862, Ueber die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen.
Bot. Zeit. 20.

HARTSEMA, A. M., 1924, Over het ontstaan van sekundaire meristemen op de bladeren van Begonia Rex.
Diss. Utrecht.

HATTON, R. G., 1917, Paradise apple stocks.
Journ. of the R. Hort. Soc. Vol. 42, Part II and III.

HERING, FR., 1896, Ueber Wachstumscorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens.
Jahrb. f. wiss. Bot. 29.

JAENSCH, TH., 1884, Zur Anatomie einiger Leguminosenhölzer.
Ber. d. D. Bot. Ges. 2.

JEFFREY, E. C., 1917, The Anatomy of woody plants. Chicago.

KLEBAHN, H., 1883, Ueber die Structur und die Function der Lenticellen sowie über den Ersatz bei einiger lenticellenfreien Holzgewächsen.
Ber. d. D. Bot. Ges. 1.

KLEBAHN H., 1891, Ueber Wurzelanlagen unter Lenticellen bei Herminiera Elaphroxylon und Solanum dulcamara.
Flora 74.

KLEBS, G., 1903, Willkürliche Entwicklungsränderungen bei Pflanzen. Jena.

KNIGHT, T. A., 1801—1809, Verschillende verhandelingen in de „Philosophical Transactions".

KNY, L., 1889, Umkehrversuche mit Ampelopsis quinquefolia und Hedera Helix.
Ber. d. D. Bot. Ges. 7.

KNY, L., 1894, On correlation in the growth of roots and shoots.
Ann. of Bot. 8.

KNY, L., 1901, Idem, second paper.
Ann. of Bot. 15.

KUPFER, E., 1907, Studies in plant regeneration.
Diss. New-York. Mem. Torrey Bot. Club 12.

KUESTER, E., 1904, Beiträge zur Kenntniss der Wurzel- und Sprossbildung an Stecklingen.
Jahrb. f. wiss. Bot. 40.

LAMPRECHT, W., 1918, Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen.
Beitr. z. Allg. Bot. 1.

LEMAIRE, A., 1886, Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones.
Ann. Sc. nat. Sér. 7, T. 3.

LOEB, J., 1915, Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of Bryophyllum calycinum.
Bot. Gazette 60.

LOEB, J., 1916, Further experiments on correlation of growth in Bryophyllum calycinum.
Bot. Gazette 62.

LOEB, J., 1917, 1, The chemical basis of regeneration and geotropism. Science, New Series, 46.

LOEB, J., 1917, 2, Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calycinum and the possibility of a hormone theory of these processes.
Bot. Gazette 63.

LOEB, J., 1918, 1, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in Bryophyllum calycinum.
Bot. Gazette 66.

LOEB, J., 1918, 2, The chemical mechanism of regeneration.
Ann. de l'Inst. Pasteur.

LOEB, J., 1919, 1, The physiological basis of morphological polarity in regeneration I.
The Journ. of gen. Physiology, 1.

LOEB, J., 1919, 2, The physiological basis of morphological polarity in regeneration. II.
The Journ. of gen. Physiology, 1.

LOEB, J., 1920, 1, Quantitative laws in regeneration. I.
The Journ. of gen. Physiology, 2.

LOEB, J., 1920, 2, The nature of the directive influence of gravity and the arrangement of organs in regeneration.
The Journ. of gen. Physiology, 2.

LUNDEGAARDH, H., 1910, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus.
Arch. f. Entw. mech. 37.

MAGNUS, W., 1914, Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena.

MALPIGHI, M., 1675 en 1679, Anatome Plantarum. London.

MATHISZIG, 1913, Ueber einige selbststerile Blüten.
Diss. Königsberg.

MEYER, E., 1832, Die Metamorphose der Pflanzen und ihre Widersacher.
Linnaea, 7.

MEYER, E., 1837, An Herrn Prof. Hugo v. Mohl.
Linnaea, 11.

MOHL, H. VON, 1832, Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten?
Flora oder Allgem. botanische Leitung, 15.

MOHL, H. VON, 1836, Untersuchungen über die Lenticellen.
Diss. vom Jahre 1836, Vermischte Schriften, p. 233—244.

MOHL, H. VON, 1837, An Herrn Prof. Ernst Meyer.
Linnaea, 11.

MOHL, H. VON, 1855, Einige Andeutungen über den Bau des Bastes.
Botan. Zeit. 13.

MOLDENHAWER, J. J. P., 1780, Dissertatio de vasis plantarum. Hamburg.

MOLISCH, H., 1915, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena.

MUELLER, N. I. C., 1885, Culturresultate an Weidenstecklingen.
Ber. d. D. Bot. Ges. 3.

PFEFFER, W. 1904, Pflanzenphysiologie, II. Leipzig.

PLETT, W., 1921, Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien.
Diss. Hamburg (Manuscript).

PRUNET, A., 1891, Recherches sur les noeuds et les entre-noeuds de la tige des dicotylédones.
Ann. Sc. nat. Sér. 7, T. 13.

RECKINGER, C., 1893, Untersuchungen über die Grenzen der Theilbarkeit im Pflanzenreiche.
Verh. d. K. Zool. Bot. Ges. Wien, 43.

ROTHERT, W., 1913, Gewebe der Pflanzen.
Handw. d. Naturw. Bd. 4.

SACHS, J., 1880, Stoff und Form der Pflanzenorgane, I.
Arb. Bot. Inst. Würzburg, 2. (Gesammelte Abhandl. XLII.)

SACHS, J., 1882, Stoff und Form der Pflanzenorgane, II.
Arb. Bot. Inst. Würzburg, 2. (Gesammelte Abhandl. XLIII.)

SCHENCK, H., 1893, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, II Teil.

SCHUBERT, O., 1913, Bedingungen zur Stecklingsbildung und Propfung von Monokotylen.
Centralbl. f. Bakt. u.s.w. 2e Abt. 38.

SHAW, J. K., 1919, The propagation of apple trees on their own roots.
Mass. Agr. Exp. St., Bull. 190.

SIMON, S., 1906, Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode.
Jahrb. f. wiss. Bot. 43.

SIMON, S., 1907, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzpflanzen.
Jahrb. f. wiss. Bot. 45.

SMALL, J., 1923, Propagation by cuttings in acidic media.
The Gardeners' Chron. Vol. 73, p. 244.

STAHL, E., 1873, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.
Bot. Zeitung 31.

STOLL, R., 1874, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen.
Bot. Zeitung 32.

STRASBURGER, E., 1891, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena.

TITTMAN, H., 1895, Physiologische Untersuchungen über Callusbildung und Stecklingen holziger Gewächse.
Jahrb. f. wiss. Bot. 27.

TRÉCUL, A., 1846, Recherches sur l'origine des racines.
Ann. Sc. Nat. Sér. III, T. 5.

VOECHTING, H., 1878, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, I.
Bonn.

VOECHTING, H., 1880, Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen.
Bot. Zeit. 38.

VOECHTING, H., 1884, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, II.
Bonn.

VOECHTING, H., 1885, Ueber die Regeneration der Marchantieen.
Jahrb. f. wiss. Bot. 16.

VOECHTING, H., 1892, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper.
Tübingen.

VOECHTING, H., 1906, Ueber Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen.
Bot. Zeit. 64.

WAKKER, J. H. 1885, Onderzoekingen over adventieve knoppen.
Diss. Amsterdam.

WIESNER, J., 1892, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

ZIJLSTRA, K., 1909, Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze.
Rec. d. Trav. Botan. Néerl. 5.

ROOT DEVELOPMENT IN WOODY CUTTINGS

(SUMMARY)

Exact observations concerning the root-formation of woody cuttings have scarcely been ever made; neither in botanical, nor in horticultural literature is much to be found about this subject.

I have been trying partly to fill up this gap; the present publication is the result of my research on the root-formation in cuttings of *Ribes nigrum*, some species of *Salix* and *Populus*, and *Vitis vinifera*.

As a rule one-year-old branches were used for the experiments. In the following paper such branches are always meant, unless something else is mentioned. Great attention was paid to the connection between the phenomena observed and the anatomical structure of the cuttings, especially to the root-germs and their location with regard to the medullary rays and the lenticels; furthermore to the symptoms of polarity and to the correlation between the development of the aerial part and the rootsystem: also to the influence of the buds on the root-formation.

The root-formation in *Ribes nigrum* (fig. 1—10) was investigated in cuttings which had been placed in a very damp atmosphere (in glass cylinders) the ends standing in water. Marked deviations from the polarity-rule laid down bij VOECHTING were observed during these experiments.

Under the above circumstances it seems as though the polarity fails entirely with regard to the root-formation, which seems exclusively governed by other factors (e. g. dampness, oxygen, development of the buds). Nevertheless this polarity exists. When the outward conditions are equal for all parts of the cutting, it shows itself, in a decreasing root-development of the subsequent internodes from the base to the top. Generally the root-formation is strongest on the upper part of each internode. Hence cuttings consisting only of one internode show no polarity with regard to the root-formation; they do, however, with regard to the formation of callus, which is always considerably stronger at the base than at the top. These symptoms may be explained, at least with regard to the root-formation, from the anatomical structure of the stem. Here we have to do with a typical example

of the disturbance of the homogeneity of the axis, as to the root-forming capacity, by the presence of root-germs. The observed deviations from the polarity rule arise because every rootgerm forms a special centre of force („den Sitz einer Specialkraft darstellt", VOECHTING, 1878, p. 72) independent of the polarity. If the external factors for root-formation are the same all over the length of the cutting (e. g. if they have been hung in a damp atmosphere), it appears that the roots do not develop from a basal callus (nor in its neighbourhood) but from definite places which can be accurately determined. They principally appear in three double series (fig. 1) on the same side of the internode at the top of which the bud is to be found and as a rule they emerge through a lenticel. Microscopical research shows that they spring from root-germs. They are always found in the continuation of a medullary ray (fig. 2 and 4); in every internode several of these are present (fig. 5—10). Thus the root-germs as well as the lenticels are, with regard to their location, in close connection with those series of medullary rays, which are to be considered as the continuation of the primary rays. This connection is to be explained from the significance of the medullary rays for the transport in radial direction and for the ventilation of the wood. Besides I have stated that the root-germs are most numerous and strongest developed at the beginning of the medullary rays counted from the bud. In consequence, in every internode we find them most numerous and strongest developed at the side of the leaf and in greater number at the top of the internode. From the presence of strongly developed root-germs at the top part — where a quick supply of building materials is secured by the connection with the medullary system and the medulla — it results that the influence of the root-germs and that of polarity shows itself in opposite senses. Hence, the polarity does not show in cuttings consisting only of one internode, at least as regards the root-formation; in cuttings consisting of more internodes it presents itself in a decline of the root-forming power in the successive internodes from the base to the top.

See the pictures (Pl. I—IV) and note the following: The four branches represented in fig. 1 show what we generally observe when, in winter or spring, cuttings are placed in glass cylinders with the bases in water and the rest in a damp atmosphere. The top buds have sprouted and you will see that especially under these buds strong roots have developed. The lenticels are placed in vertical series; the roots present themselves in rows corresponding with these. Fig. 2. (Pl. II) shows a section of a one-year-

old branch. The wood-sectors, indicated by I R, I M and I L, are those that correspond to the bundles of the leaf placed at the top of the internode. This section shows a root-germ situated against one of the medullary rays that limit the section I R. This medullary ray is here strongly widened. Comparison of the figures 2 and 3, of which the latter is a section through the same internode, made 7 mm. lower, shows that this widening of the medullary rays is only local. (Compare also I M of fig. 2 with I M of fig. 3; likewise II L). As to the remaining figures the explanation of the plates will suffice.

Salix and *Populus*.

In a certain number of species of *Salix* and *Populus* the root-formation was studied. As a rule here also one-year-old cuttings were placed in glass cylinders with the bases in water and the rest in a very damp atmosphere. Under these circumstances, most of the species examined (especially in spring) quickly formed roots over the whole length of the cutting or over the larger part of it; a few, however, formed no roots or only after a long time, and then merely at the base or in its immediate neighbourhood. Root-germs were found in the following species of *Salix: S. amygdalina, S. pulchra, S. alba vitellina britzensis, S. nigricans, S. rotundifolia, S. laurifolia, S. discolor, S. regalis, S. babylonica.* None were found in *S. caprea* or *S. aurita.*

I also found them in *Populus nigra* var. *pyramidalis, P. trichocarpa, P. Simoni, P. thevestina;* they are wanting in *P. alba.*

The location of the root-germs in these genera, is not at all so arbitrary as, on superficial consideration, one might conclude from the appearance of the roots. In *Salix* nodal and internodal root-germs may be distinguished. As regards their location the nodal ones are in their situation closely connected with the wide radial bands of parenchyma formed by the leafstrands leaving the wood-cylinder (See Pl. 6, fig. 12—15 and Pl. VII, fig. 16). As far as I have been able to observe, the internodal ones are conform in their location to those of *Ribes nigrum* (see fig. 12); a remarkable widening of the medullary rays at the point where the root-germ lies, was to be observed here. Small differences have been noted amongst the different controlled species of *Salix*. A closer research will have to be made to state whether these are constant and to be used as a characteristic of species.

In *Populus* I found a different type as to the location of the root-germs. The connection with the radial bands of parenchyma and medullary rays is here less clear. A preference of the node as regards the root-formation is scarcely perceptible. This fact is

elucidated in the figures 18—27 (Pl. VIII), of which see the explanation. It is obvious that the location of the root-germs is quite different from that of *Ribes nigrum* and *Salix*. Here they are found principally against the sectors I, a few against the sectors II. They do not correspond to a limiting medullary ray, but they are found approximately opposite the middle of the sector. Nevertheless the medullary rays also have their significance.

The rays opposite which the root-germs are found are distinguished by their wideness. (Also see fig. 28—31). Here likewise the widening is only local, as may be demonstrated on comparing two sections taken only 2 mm. from each other (fig. 28 and 30).

However, here we do not see the medullary rays that are to be considered as a continuation of the primary ones which are significant for the development of the root-germs. Some observations show that the medullary rays which play an important part here, are not accidental ones either, but are likewise already in connection with the primary structure of the axis (See pl. X, fig. 32—35).

Vitis vinifera.

Though the vine-cuttings root very easily, no pre-formed root-germs are found in this plant. The roots appear in longitudinal rows that correspond to the medullary rays, mainly those which are to be considered as the continuation of the primary rays. These rays run without interruption through a whole internode and partly also through the node. Again this occurrence will have to be explained from the fact, that a quick transport of nutrious matter and water in a radial direction is possible in this way: these medullary rays form a coherent system with the medulla and the wide radial bands of parenchyma in the nodes. Mostly the formation of basal callus precedes the root-formation (at least when placing cuttings in moist sand or similar substrata). It depends upon different circumstances whether the roots remain restricted to the basal part of the stem and so appear close above the callus, or occupy in rows a large part of the internode. The polarity can then demonstrate itself by the basal roots appearing first, so that a decrease in length from bottom to top may be demonstrated. Often also the roots are of equal length all through the series, or even the longest ones are found at the top of the row. Root-formation can take place all around rather regularly. However a certain preference exists for the sector in which is placed the bud at the top of the internode and also for the opposite one.

This fact although less clear is also visible in cuttings from which the buds have been removed (see Pl. XXI, fig. 58) so it is probably partly a consequence of the anatomical structure of the stem.

Correlation phenomena; influence of the buds and their development.

A correlative connection between the buds and the root-formation in several cases came clearly to light. The removing of all buds, has a very unfavourable influence on the root-formation. Especially in *Ribes nigrum* and *Vitis* was this the case in a high degree; in a smaller degree nevertheless clearly visible in *Salix* and *Populus*. In *Ribes nigrum* it appeared that cuttings from which all buds had been carefully removed formed roots considerably more slowly; moreover they were thinner and smaller in number.

The same facts showed in an experiment with cuttings of *Ribes rubrum*, in which it was observed besides, that the formation of basal callus was strongly restrained by removing the buds. This importance of the bud for the root-formation is the more obvious when we have to deal here with a plant with numerous well developed root-germs that as a rule can be brought to development very easily.

This is proved by the fact that in cuttings, placed with the base in water and the rest in the rather dry air of the room, one may often see that not far from the top, under the sprouting buds, local swellings of the bark arise, a proof that there the root-germs are beginning to develop. For the understanding of this correlation it is of great importance to make out, whether the above influence is only exercised by the sprouting bud, or the presence of the bud in itself already has a similar influence. This question, however, is not easy to answer because under the circumstances that are favourable to root-formation, it is difficult to suppress the development of the bud entirely. Yet some observations on *Ribes nigrum* show that already in the presence of one or more buds which are completely stunted in their development (so far as externally visible) root-formation takes place more quickly and strongly than on total removing. But particularly when the buds sprout strongly the influence on the root-formation is very clear. This is for example, the case with cuttings that are placed in moist cylinders (the bases in water, see fig. 1) towards the end of the resting period. The direct influence of the strongly sprouting buds on the development of the root-germs (situated in the internode immediately underneath) especially those which

are found in the close neighbourhood of the bud under these circumstances is then clearly observable. Under other circumstances this influence can show itself in internodes situated much lower, and here one may often observe that it is principally limited to that side of the cutting where the bud is to be found. Likewise in cuttings of different species of *Salix* and *Populus* the stimulating influence of the buds on the root-formation comes to light. See Pl. XIV and XV and the added explanation, also, Pl. XVI (compare a and b with c and d). The difference is not always so clear; sometimes at first no difference is to be seen (See f. i. Pl. XIII) but it only appears later, or merely on counting and measuring. Just as in *Ribes nigrum*, the influence exercised by the buds, is to be seen especially in those cases where the cuttings have been placed with their bases in water, so that the buds can sprout strongly. One might suppose that such cuttings absorb more water, than the ones from which the buds have been removed, and regard this as the cause of the strong root-formation, supposing that the tissues of the aforesaid cuttings are more strongly drenched and that thereby the root-germs get more water at their disposal. In order to investigate this question the experiments were arranged in such a way that the buds could develop freely, that the root-formation of each separate cutting was clearly visible and the water absorbed by the cuttings could be measured. (See Pl. XIV—XVI). In these experiments the cuttings were placed in the dark. Moreover in some cases two more cylinders were prepared, in which the cuttings stood only in damp air, but not with the bases in water. The experiment now taught that really the normal cuttings generally absorb more water than the budless ones. At least this is the case when the buds start sprouting strongly. Nevertheless different facts point out that this greater absorption of water cannot be the principal cause of the stronger development:

1. No parallelism whatever can be observed between the two phenomena and not uncommonly the above influence is already perceivable before a difference in water-absorption worth mentioning, can be determined; sometimes even the water absorption was equal during the whole length of the experiment; nevertheless the advantage in root-formation in the cuttings bearing buds was undeniable.

2. Even in those cases *(Salix alba vitellina britz.* and *S. aurita)* in which the roots appeared exclusively close to the base i. e. on the immersed part, a notable advantage was to be observed in the cuttings bearing buds.

3. In several cases the cuttings bearing buds showed a certain advantage in root-formation even, when neither group of cuttings stood with the bases in water.

4. The influence exercised by the secondary buds; this manifested itself in an experiment with cuttings of *Salix amygdalina* in which the buds of 12 cuttings had been removed; in 6 the secondary buds were destroyed besides by piercing them with a thick needle. The root-formation in these latter cuttings appeared to be considerably weaker, than those of the first six (Compare the table on p. 120; in c and d the secondary buds were destroyed, not in a and b). As to the use of water there was no difference in favour of a and b.

In some cases it appeared that the removing of the buds also has a „inhibiting influence" on the formation of basal callus. In *Populus Simoni* it was stated that removing all the buds strongly promotes the formation of apical callus (on the wounds caused thereby). The adventitious sprouts that develop from this callus and probably also the formation of apical callus-knobs likewise favours the root-production. In the vine cuttings also it was clearly to be seen that the bud, especially when sprouting, exercises a marked influence on the root-formation, by which the latter may be strongly stimulated on the bud-side. (See Pl. XXI, fig. 57 and P. XXII, fig. 60). This influence often shows itself over a great distance (several internodes) and hereby one-sided series of roots may occur in the sector, in which the bud is placed, or one may observe in strong basal root-formation that the roots on the side of the bud are strongest. By removing the buds, the root-formation is largely inhibited; the roots generally are fewer in number, they want a much longer time to develop and they are more restricted to the base. Moreover they have an abnormal appearance: they are thick and stiff, generally straight and little or not at all branched (see fig. 58 and 61).

So we see that for a normal root-formation in *Vitis* a certain influence exercised by the bud is necessary. Some observations show that very probably the developing bud causes in the internode immediately under it a change favourable to the development of roots, particularly on the side where the bud is to be found. Likewise the examination of the cuttings of *Vitis* proved that already the mere presence of one or more buds, even when their development is quite inhibited, influences favourably the process of root formation. Moreover it appeared that the way in which the bud develops also has an influence on the location as well as on the character of the roots. It was observed that after removing the buds root-formation only took place at the base,

or at least remained limited to that point for a long time. Hence, if the influence exercised by the bud is nullified, the place near the base seems to have the greatest fitness for root-formation. Probably we have to do here with a wound reaction. Where in the cuttings consisting of one internode, with one bud, this bud developed slowly and relatively weakly, over a great part of the internode, root-formation manifested itself typically, in longitudinal series without apparent polarity, strongest on the side of the bud. The character of these roots approaching that of budless cuttings, points out that the influence of the bud is only weakly felt here. Where the bud had sprouted more quickly and strongly a more basal root-formation appeared and the nature of the bud proved that the influence of the bud manifests itself more strongly here. Consequently with quick, strong development of the bud its influence is transmitted quicker towards the base. At least such is in my opinion the explanation of a strong basal root-formation observed in this case before longitudinal series of roots appeared. In the cuttings consisting of two internodes, as in those having the bud at the top strongly developed, a root-formation occurred that showed much conformity with those of the cuttings with one internode and a weakly sprouted bud. We obviously have to deal here with an action transmitting itself from top to bottom; in the latter case the influence of the strongly sprouting bud was more or less neutralized by the larger distance from the base. Finally, I must mention that in an experiment in which material was used having had no period of rest, totally different results were obtained. In comparing the root-formation of cuttings with or without buds, it appeared that the formation or roots, in the latter was not less, but even slightly stronger and more regular than in the former. These results indicate that the influence of the bud depends also in a large degree upon the time of the year in connection with the normal periodicity of the plant. The observations concerning the formation of callus, which however, bear a very preliminary character, gave rise to the following conclusion: The formation of the basal callus and the root-formation are two processes independent of each other, both depending upon interior factors and exterior circumstances. Among the above factors the influence of the bud also seems to have its significance as to the formation of callus. It was noted in different cases that the removing of the bud as well as the hindering of its development had an unfavourable influence on the formation of basal callus.

Wound roots and *morphological roots.*

Decidedly there is not such a close connection between the formation of basal callus and the root-formation as is usually supposed (see e. g. MOLISCH).

In making cuttings, as is done in practice, one often sees the roots conglomerated at the base. On close observation one will be able to discern:

a. roots that develop in the immediate neighbourhood of the basal wound surface;

b. roots that in their appearance are bound to certain places morphologically determined.

The former may be indicated as wound roots, the latter as morphological roots. The latter may develop either from meristematic root-germs *(Ribes nigrum,* many species of *Salix* and *Populus)* òr from definite groups of cells or series of cells that have a certain predisposition but for the rest are not distinguished from the surrounding tissues *(Vitis).* With regard to wound roots it seems to be a very ancient idea that the roots should develop from the callus. AGRICOLA already regarded the callus as a „materia ad radices promovendas" (see however, STOLL, 1874). Without a careful examination it is not possible to make out whether the wound roots sprout from the callus itself or originate higher up and only pierce the callus (or are surrounded at their base by the growing callus). From a provisional investigation on a large number or different species (of which cuttings were made in practice) it resulted that in most cases the roots did not originate in the callus itself, but immediately above it. In some cases, however, it seemed to me that they sprout generally from the callus itself as in *Thuyopsis dolabrata, Acanthopanax spinosa, Abelia floribunda* and others.

In some cases the morphological roots are of less importance than the wound roots; in other cases, particularly in plants with strongly developed root-germs *(Ribes, Salix, Populus)* morphological roots are chiefly to be found. Wound roots may also appear. In the plants where principally wound roots appear the faculty of forming morphological roots need not be quite absent. Thus in cuttings of *Sambucus nigra* I observed that as a rule only wound roots were formed; sometimes, however, a few roots emerged from the nodes as well. (The same VOECHTING, Organbildung I).

The location of the morphological roots is doubtless always connected with the whole structure of the stem. Microscopical research will for every separate case have to make out the

connection of this location with the anatomical structure, in particular the course of the vascular bundles and medullary rays.

Theoretical conceptions.

As mentioned above, in several experiments the importance of the buds for the development of the roots was clearly shown. This stimulating influence is particularly noted in strongly sprouting buds; but it was also demonstrated that the bud totally stunded in its development (by covering it with gypsum) is capable of exercising such an influence, though it may be in a smaller degree. Concerning this correlation I found very little in the literature.

PRUNET (1891) mentions that generally the bast tissue in the neighbourhood of the buds is thickened and rich in reserve material; he also points out how the broad medullary rays, formed by the emerging of the leaf strands, leave an easy communication between the base of the bud and the medulla. That a certain influence may proceed from the bud, particularly if in sprouting a series of chemical processes occur in these tissues, is plausible, the more so because, as we saw, in many cases the location of the root keeps in close connection with the parenchymatous tissues of the medulla and medullary rays. Cursorily SCHUBERT (1913) mentions something about it (see chapter I, p. 63).

More important are the researches of PLETT (1921) concerning the influence of leaves and buds on the root-formation of different herbaceous cuttings. As these researches are contained in a dissertation that is not yet published I shall comment in detail on the same. PLETT mentions the above researches in the chapter on „The causes of localisation of the regeneration and the nutritive relations".

The writer made some researches concerning the location of starch in the internodes, before and after the experiment. For this purpose he used such species, as do not regenerate shoots and roots or only very slowly, to avoid the influence of the adventitious organs. He comes to the conclusion that in many cases an accumulation of starch at the base can be clearly demonstrated. This was never the case at the top. „Es scheint also die Tatsache festzustellen, dass in isolierten Internodiën die Nährstoffe nach der Basis zuströmen". Moreover he investigates the influence of leaves and buds on the root-formation. If we make cuttings of double internodes with opposite leaves, the adventitious roots develop equally round about the base. If we start from double internodes with one leaf (or from such cuttings from which the leaves have been stripped off on one side) the roots generally

will develop only on the side of the leaf „oder zum mindesten ist diese Seite an Zahl und Grösse der erzeugten Wurzeln sehr bevorzugt". This induces him to „eingehende Untersuchungen an Doppelinternodien unter ständiger Variirung der Versuchsbedingungen". For this purpose he uses *Aerva sanguinolenta, Solanum Lycopersicum* and *S. nigrum* and different species of *Cuphea.*

In *Aerva* we note: If both leaves of the node are present the roots emerge all round the base; if one leaf is removed, or kept in the dark, they emerge only on the opposite side. They appear, however, on the side of the shaded leaf when the other one is removed, or when an incision is made, under its insertion. In *Cuphea* the sprouts in the axils of the leaves develop differently. In the lower part of the plant one sprout much surpasses the other, in the upper part the latter even remains a bud.

a. If a double internode from this plant with one pair of leaves and both the axillary sprouts is set, the number of roots on the side of the large sprout proves to be considerably larger than that on the side of the small one.

b. If the large sprout is cut away, the number of roots on the side of the small sprout is greater.

c. If both are cut away, the number is equal.

d. If both leaves are removed besides it is on both sides = o.

e. If on one side leaf and sprout are removed, on the other only the sprout, again the number of roots is considerably larger on the last mentioned side.

The description of these experiments, however, is rather incomplete. In the first place it is not clear whether the author worked with double internodes of which one sprout was in the state of a bud, or had already developed into a small sprout, or whether this sprout on removing the other, larger one, was itself developing more strongly. For judging the results this makes in my opinion a great difference. On account of these experiments the author lays much stress on the supply of food. If, however, at the outset of the experiment, b) the small one is a bud or only a very small sprout, which during the regenerating process develops into a strong one, in my opinion there can be no question of the supply of food to the roots on this side; rather the contrary will be the case. Researches concerning the location of starch were not made in *Cuphea,* „da das in Alkohol eingelegte Material zur Zeit der Untersuchung keine Stärke-reaktion zeigte". Meanwhile the microchemical investigation of other species *(Aerva, Solanum)* shows according to the author a strong location of the starch, conformable to the position of the alimentary organs. The start

in root-formation on the better nourished side „steht wohl sicher mit der Anwesenheit der grösseren Nährstoffmenge in ursächlicher Beziehung". Die vollständige Wurzellosigkeit wie sie bei manchen einseitig entblätteren Doppelinternodiën an der Basis der blattfreien Seite auftritt, ist wohl darauf zurückzuführen, dass die von vornherein besser ernährten Anlagen der Blattseite durch reges Wachstum auch die wenigen Nährstoffe von der anderen Seite anziehen und so die hier vorhandenen Wurzelanlagen gewissermassen aushungern".

Nevertheless PLETT emphasizes that there are also other factors, which influence the localisation of the adventitious roots. He points out some experiments which have a more or less preliminary character:

1. with double internodes, from which the leaves and one bud had been removed, in a space free from carbonic acid: the side on which the bud is found is favoured with regard to root-formation.

2. „Dieser Einfluss der Achselknospe tritt auch dann schon zu Tage, wenn man das Austreiben derselben durch Eingipsen des Knotens verhindert. Während im letzteren Falle lediglich ein von der Achselknospe ausgehender Reiz zur Erklärung herangezogen werden kann, können im ersteren auch Transpiration und Atmung eine Rolle spielen".

3. The leaves fall quickly in an atmosphere free from carbonic acid. The influence of transpiration therefore is investigated in double internodes, the buds of which where removed but with intact leaves of *Aerva sanguinolenta*, in the following way; one leaf is wrapped in dry, the other in damp tissue paper. So the nutrition will have been nearly equal, but the transpiration different. In three out of 8 cases he observed that the more strongly transpiring side was favoured.

In conclusion PLETT observes:

1. a stimulating influence of the leaf on root-formation; he thinks in the first place of the nutrition-function, whereas transpiration and respiration may also play a part, and

2. a simular influence of the bud, even if its growth is entirely inhibited; here an unknown stimulus exercised by this bud must be admitted. My observations in the main correspond with PLETT's. We noted that especially the developing bud causes a one-sided change of the condition that stimulates root-formation. In my opinion it is not possible to explain these by a basipetal transport of building-material, for the sprouting bud strongly withdraws water and nutritive matter from the cutting.

A similar influence is exercised by etiolated sprouts, or very small ones (like those that develop from the secondary buds on removing the main bud, in which case there can be no question of the formation of building material). Hence supply of building material can by no means be an explanation of this influence. We must admit that the chemical actions that accompany the sprouting of the bud and which probably in the beginning remain limited to the side where the bud is to be found, exercise a stimulation on the groups of cells that have a certain predisposition to root-formation. By this process the tendency to it is intensified, the process of formation being initiated on one side.

In my further considerations I will start from the above mentioned observations on one year old vine cuttings: (Particularly the 4th experiment):

1. With bud removed, the root-formation takes place at the base with a certain preference for the bud sectors (See fig. 58, also fig. 61).

2. With bud present, but developing rather slowly or late: root-formation over the greater part of the internode, typically in longitudinal series, without decided polarity and also allround, though generally stronger on the side of the bud (see fig. 67).

3. With bud present and strongly developing into a sprout, again a type of root-formation reminding us of 1) as regards the location of the roots (accumulation at the base, preference of both the indicated sectors) but with a notably more abundant root-formation and quite different („normal") root system (see fig. 66).

I think it is possible to explain the different phenomena by assuming the following:

a. The presence of the bud in itself is already of great importance to root-formation; it strengthens the aptitude for rooting all over the internode below this bud; probably this influence makes itself felt almost equally strongly all around.

b. The bud developing into a sprout stimulates the growth of roots, their branching and the formation of root hairs; they assume their normal shape under this influence.

As concerns this last point, it is difficult to make out whether we are to think here in the first place of an influence in consequence of the developing process of the sprout, or of an action proceeding from the leafy shoot that is the result of this process. Perhaps both influences play a part. That such influence should proceed from a quite undeveloped shoot, in itself is not at all improbable; different observations of PLETT and also of LOEB point in this direction. For the present I should like to limit the last-mentioned influence thus: the sprout developing from the

bud stimulates the growth of roots and gives them the normal character. This influence increases according to the increase of the extent of the sprout (in particular the surface of the leaves). I expect that we have to do here with a chemical correlation, the sprout forming one or more hormones that are conducted downward to the base of the cutting.

We may now interpret the phenomena mentioned as follows: If the influence of the bud is totally cancelled (by removing), the formation of roots is obstructed. We see them arise in much smaller number and then remain limited for a long time to the immediate neighbourhood of the basal wound surface. We may see in this latter fact an expression of polarity or basipetal transport of building material (as PLETT demonstrated in isolated internodes), or the influence of a wound stimulus.

If, however, the bud remained intact, its presence stimulates the formation of roots in the whole adjacent internode underneath. If it develops quickly into a strong sprout, the influence of the hormone now appearing will assert itself strongly. We take for granted, that this is conducted to the base. Here it stimulates the growth of roots which — as follows from what has been said — originate at the base, and gives them their normal shape corresponding to their function. The roots keep up their advantage, attract building materials and hormones and so prevent the development of internodal roots.

If the bud develops only slowly into a sprout, the influence of the hormone will show itself only slowly. Meanwhile the internodal roots have also been formed. The hormone descending more slowly from above, divides itself amongst these roots so that they develop nearly as strongly as the others. In some cases it is clearly visible that the top ones are the longest (hence came to develop in the first instance) mostly, however the roots of the different series are about equal. Sometimes some strong roots are to be found at the base, in such case the formation of these must have been in advance. But the basal roots are often quite wanting; then these latter must be suppressed correlatively. This means according to our preposition that the hormone conducted from above is absorbed by the internodal roots, so that it can no longer reach the base.

Likewise the observations on cuttings consisting of two internodes are in accordance with this opinion. We have already drawn attention to the fact that here also on strong development of the bud at the top, a type of root-formation occurred, which showed much resemblance to that of the cuttings consisting of one internode, with a weakly sprouting bud. (Compare fig. 63 with fig.

67). Now we can interpret this fact so that the great distance from the sprout is the cause of the weakening of the influence. The hormone formed here has to traverse a longer way; moreover it has to pass a node which may have a retarding and perhaps dispersing effect. The often obviously equal spreading of the series of roots round about the lower internode, is in my opinion to be most easily explained on the hypothesis that the hormone on its long course (and particularly in the node) spreads more over the whole stem-section. In different cases a confirmation of this opinion is also to be found in the shape of the roots: Generally it is to be observed that the roots forming the series in the cuttings consisting of one internode with weak sprout-development, and in particular also in the cuttings consisting of two internodes, show a type that resembles the type of budless cuttings.

In this way we have tried to form an idea of the influence excercised by the bud growing into a sprout: in the form of a chemical correlation.

It is more difficult, to form an idea of the effect exercised by the bud in itself, which effect is not destroyed even when the development of the bud is totally inhibited. This is a phenomenon that puzzles us at first sight; it seems for exemple, totally in contradiciton with PFEFFER's conception of the correlations (see „Pflanzenphysiologie II, p. 202; the citation in question is to be found in Chapter IX, p. 191). It is obvious that we cannot think here of movements of nutritious substances, building materials or anything of that kind. All explanations depending on active cell-life (consequently with strong assimilation) are here excluded. The same applies in my opinion to the ideas of CHILD (1915) concerning „relations of dominance and subordination" as a result of the existance of definite „gradients". These also are closely connected with the activity of the different parts (see the citation p. 192). PLETT (see p. 184) calls it „ein von der Achselknospe ausgehender Reiz" without entering more deeply into the question.

In order to gain a deeper insight into this phenomenon we shall have to take account of the following points:

In the first place in our experiments we shall have to make a distinction between a bud which is in its resting period owing to the periodicity of the plant and one that is prevented from developing by outward inhibition, as is the case with plastered buds. The state of rest of the buds does not mean total rest. We must suppose that in the interior of the buds processes occur by which they ultimately acquire fitness for further development and

sprouting. (See e. g. for flowerbuds: ASKENASY (1877); a citation concerning this is to be found at p. 193 of the Dutch text; FISCHER likerwise mentions processes of metabolism in the bud during the period of rest, see citation p. 193). If we cover the bud with gypsum, when these processes are going on, e. g. in January, and put the cutting in a temperature favourable to root-formation, it is possible to accelerate these processes in the bud. The bud then may come into a state of tension (as may show itself in a breaking of the gypsum if it is not strong enough). We may assume that from such a bud — even when the development is entirely prevented — a stimulating influence on the root-formation may proceed. According to this opinion it is in the first place the inner state of the bud that is important. An unchecked bud for example that is in the beginning of its resting period and in which probably the processes mentioned have not yet or scarcely started, will accordingly only be able to exercise a smaller influence on the root-formation. From this point of view we shall have to consider the deviating results obtained in one of the last experiments with vine cuttings in which material was used which had no period of rest, planted immediately after having been cut from the plants and placed in a hot-house. It now appeared that the buds did not sprout for a long time and had no stimulating influence on the root-formation. The budless cuttings (after 5 weeks) had formed on an average more, and more regular roots than those with buds (see the report of this experiment p. 172). The strong root-formation of both groups in this case proves clearly that the regenerating process in itself is independent of the periodicity to which the plant is subject. This is in correspondence with the results of SIMON (1906); (see about this the quotation on p. 195). Hence it appears in this case that the regenerating process is even somewhat retarded by a disadvantageous influence arising from the buds being in abnormal circumstances. The query, however, why these budless cuttings at the start of their period of rest so strongly formed roots is difficult to answer. The impression forces itself upon us that in the cuttings planted towards the end of the resting period the removing of the buds has such an intense influence on the normal process of metabolism, that likewise the regenerative process of the roots is strongly inhibited, whereas there seems to be no question of a similar disturbance in cuttings at the beginning of the period of rest. For the present we are only at the stage of hypotheses.

The idea, that the root-formation generally is regulated by the aerial part of the plant, by means of one or more specific hor-

mones formed by the leaves and moving downward through the phloem, has given rise to some considerations which finally may find a place here. I will start from the following facts:

1. that in general the basal pole (in stem and leaf-cuttings) shows in a much stronger degree the capacity for forming regenerated organs than the apical one;

2. that the disposition to root-formation by the plant is much more widely spread (and that this process evidently is easily started) than the disposition to the formation of sprouts.

In relation to this we may point to the following considerations: It is a well known fact, that the formation of callus in general is stronger at the base than at the top (see KUESTER 1916, Pathologische Pflanzenanatomie, 2e Auflage, p. 75—77). PLETT again noticed it in herbaceous pieces of internodes: In all cases the basal callus is more strongly developed than the apical one, independently of the orientation. Root-formation upon the whole (in the absence of root germs) is localized at the base. PLETT (in his research on the regenerating phenomena in internodes) noted in 67 species forming roots only and in 27 forming roots and sprouts that the roots were strictly localized at the base, independently of the orientation. Of the two calli only the basal callus is capable of forming roots, „whereas that of the apical callus even under the most favourable conditions does not come to this" (SIMON, 1907).

On the contrary in sprout formation there is, according to PLETT's researches, no question of a generally valid polarity. In some species the shoots arise from the apical callus, in others on the contrary from the basal one or from both alike. In other authors also (e. g. SIMON) the appearance of sprouts from basal calli has been noted. In cases where PLETT demonstrated sprout-formation from the bark or from the fundamental tissue likewise no polarity was to be seen.

In consequence of his observations PLETT comes to this hypothesis: the inner layers are polarised, the outer layers and the callus are not polarised. („Die inneren Schichten sind polarisiert, die äusseren Schichten und der Callus sind nicht polarisiert".)

PLETT does not mention how he imagines this polarity to be brought about. Perhaps it is possible to give a more solid form to this idea, when we bring the above phenomena in connection with those noticed by HABERLANDT concerning the influence of the phloem on the processes of cell-division in small pieces of tissue. If my supposition is right (Chapter I, p. 69) that the hormones are not formed (as HABERLANDT believes) in the phloem, but that they only move downward through it, the possi-

bility exists that the hormone (the existence of which HABERLANDT made probable) is the same as that which I suppose to be the cause of root-formation. To be sure, little support for this opinion is found in the researches of HABERLANDT. Yet it is clear that in his experiments (with very small pieces of tissue) the wound plays a very large part and that the orientation of the cell-walls is determined in the first place by this fact (according to HABERLANDT's opinion, by the action of woundhormones), whereas the stimulus arising from the phloem in many cases seems to be necessary to make cell-divisions possible. Hence if we suppose that division-hormones move downward through the phloem, it results from this fact that a strong division-process will occur especially at the base, an active cell-multiplication, leading to the formation of the basal callus, here takes place, perhaps under the coöperation of wound-hormones. The fact that in portions of the stem generally a basipetal movement of building matter takes place (PLETT) may likewise be important. However, it is also possible, that it must be interpreted as a consequence of the stronger root-formation at the base.

Now, if it is true that the hormone mentioned in the main has the character of root forming hormones, it is clear that following on this process of callus formation that of root formation can occur either simultaneously (even before) or after the formation of callus. On the continuous supply of hormones from above, divisions occur in the base of the stem in fixed groups of cells, by which the formation of one or more roots is induced. In this way it becomes obvious why root formation (at least when there are no root-germs) generally is localised at the base and at the same time takes place endogenously in cell-groups whose location is connected with the supply of hormones (vascular bundles, phloem) and nutritious substances (medullary rays, phloem).

Conclusion: the endogenous, strongly polar root-formation is connected with a hormone moving downward regularly through the phloem, the exogenous stem formation (from bark or epidermis, or from callus) not being polar is in no connection with such a movement.

In the calli also there is an essential difference between the origin of the sprouts and that of the roots: the sprouts are formed exogenously, in the apical or basal callus, and starting from the initiating sprout the vascular bundle is formed that joins the vascular system of the plant. The root-germs are endogenous exclusively in the basal callus, after the formation of vascular tissue in the latter from a meristem which may be regarded as a continuation of the cambium. From the exterior of this meristem

(see SIMON p. 409) the roots originate. Thus in this callus likewise root-formation only appears after the supply of hormones has been made possible, since the vascular elements from the original base have been continued in the callus.

It seems to follow from the preceding that root-formation is influenced in a stronger degree by the plant above the earth than the reversal is the case, an idea that is related to that expressed by CHILD: „The root of the plant, like the basal end of the animal body, is the morphological expression of the performance of a certain functional activity primarily subordinate to and dependent upon the activities of other parts". Whereas CHILD imagines this connection of dominance and subordination as „transmissive" and not „transportative" (so not connected with the movement of substances), it is in our view in so far „transportative" that it is the result of a specific substance, a hormone that is secreted by the aerial part of the plant and taken downward for the regulation of the development of the root-system.

In this connection the following is to be noted: In general we may assume that the aerial part of the plant is exposed to stronger changes as to the outward factors, that rule its development, than the root-system. In this fact one might already see a cause for the necessity for the aerial plant having at its disposal specific means to govern the development of the root-system.

In the second place one may take for granted that the root-system in the larger or smaller supply of water to the upper part has at once an effective means of influencing this to a certain degree in its development.

Contrary to this movement of water, which occurs directly from the root hairs to the whole transpiring surface of the plant, is on the other hand the much more complicated less direct movement of organic building material formed in the aerial part of the plant and thence partly transported to the roots.

BEYERINCK already in 1886 brought forward the theory that the root is to be considered phylogenetically as a metamorphosed shoot and that the secondary roots should form the primary, the main root the secondary link in the developmental series.

Ideas related with this we find in GOEBEL who shows by means of many facts that the antithesis between stem and root is not so absolute, as many people think and moreover that the „allorhize" planttype in which root and stem in the main are seperated organic systems „cannot be considered as the one that is typical for the higher plants. It is derived from the one-sided consideration of a plant formation to be found often in Central Europe the Coniferae and the Dicotyledons (Organographie, p. 1008)".

In this connection it is important to note what GOEBEL says concerning the root-formation of Pteridophytes (Organographie II, p. 1009, see citation on p. 199). GOEBEL likewise pointed out (Organographie, p. 1017) the close connection between leaf-formation and root-formation, especially in Ferns and according to our observations in Dicotyledones traces of it are also to be found.

Let us take up BEYERINCK's hypothesis and suppose that the roots (as to their origin) must be regarded as shoots which are metamorphosed on behalf of the other assimilating and transpiring shoots. The idea that their development to a certain degree is governed by the „normal" shoots then gains in my opinion in probability.

The „dominance" is not mutual, in the first place it is a dominance of the assimilating and transpiring shoots over those metamorphosed for the function of water-absorption. Whether this „dominance", which originally in its nature is for the greater part an inhibition („Hemmung") of the development, is brought about, as I have supposed, in reality by the influence of definite hormones, formed by the green shoots, will have to be made out by a closer investigation. It seems to me that it is a hypothesis that may be open to experimental treatment.

VERKLARING DER PLATEN

(EXPLANATION OF PLATES)

PLAAT I.

Fig. 1. Vier stekken van *Ribes nigrum*, gesneden van eenjarig hout. De stekken waren geplaatst in zeer vochtige lucht. in glazen cylinders, met de ondereinden in water. Zij toonen de plaatsing der wortels en het verband tusschen knop- en wortelontwikkeling. Wij zien de wortels vooral onder de krachtig uitloopende knoppen optreden.

PLATE I.

Fig. 1. Four cuttings of Ribes nigrum cut from one-year-old wood. The cuttings had been placed in a very damp atmosphere in glass cylinders, the basal ends standing in water. They show the regular distribution of the roots and the relation between the development of the buds and the roots. We see the roots spring principally under the strongly sprouting buds.

Fig. 1

PLAAT II.

Fig. 2. Doorsnede door een éénjarigen tak van *Ribes nigrum*, dicht onder de bladinplanting; in deze coupe een wortelbeginsel, tegenover een der mergstralen (van het paar I R), welke hier sterk verbreed is (vergr. 10 ×).

Fig. 3. Doorsnede door denzelfden tak, ± 7 m.M. lager dan de vorige; bij vergelijking met de coupe van fig. 2 blijkt, hoe het beeld van de doorsnede zich voortdurend wijzigt door de plaatselijke verbreeding der mergstralen. (Men vergelijke b.v. den mergstraal, waarbij, in fig. 2, het wortelbeginsel ligt, met denzelfden in fig. 3; zoo ook de beide stralen van het paar I M, in fig. 2 en fig. 3).

Fig. 4. Het wortelbeginsel in fig. 2 zichtbaar, bij sterker vergrooting (160 ×); het bestaat uit met protoplasma gevulde cellen, waarin hier en daar de kern te zien is. In het kurkweefsel bevindt zich tegenover het wortelbeginsel een lenticel.

PLATE II.

Fig. 2. Cross section through a one-year-old branch of *Ribes nigrum*, close under the insertion of the leaf; in this section we note the root-germ, facing one of the medullary rays (of the couple I R) which here is strongly broadened (enlargement 10 ×).

Fig. 3. Cross section through the same branch about 7 m.m. lower than the former; a comparison with the section in fig. 2 shows how the character of the section is changing continually owing to the local broadening of the medullary rays. (Compare, e. g. the medullary ray with the root-germ in fig. 2 with the same in fig. 3; likewise both rays of the couple I M in fig. 2 and fig. 3).

Fig. 4. The root-germ shown in fig. 2, more magnified (160 ×); it consists of cells filled with protoplasm in which here and there the nucleus is visible. In the cork tissue a lenticel is found opposite the root-germ.

Fig. 2

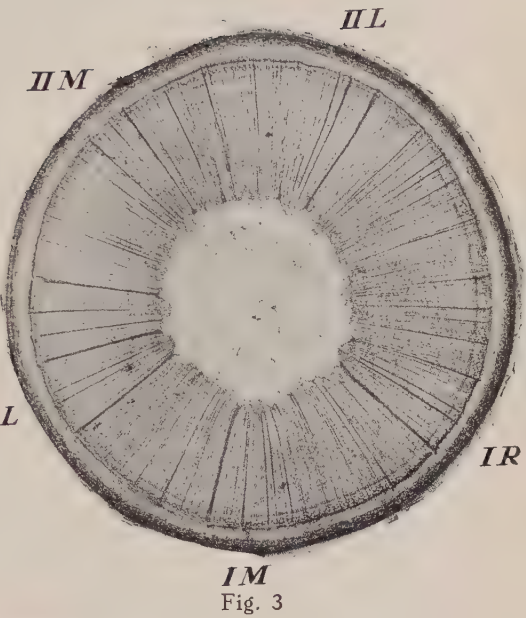


Fig. 3

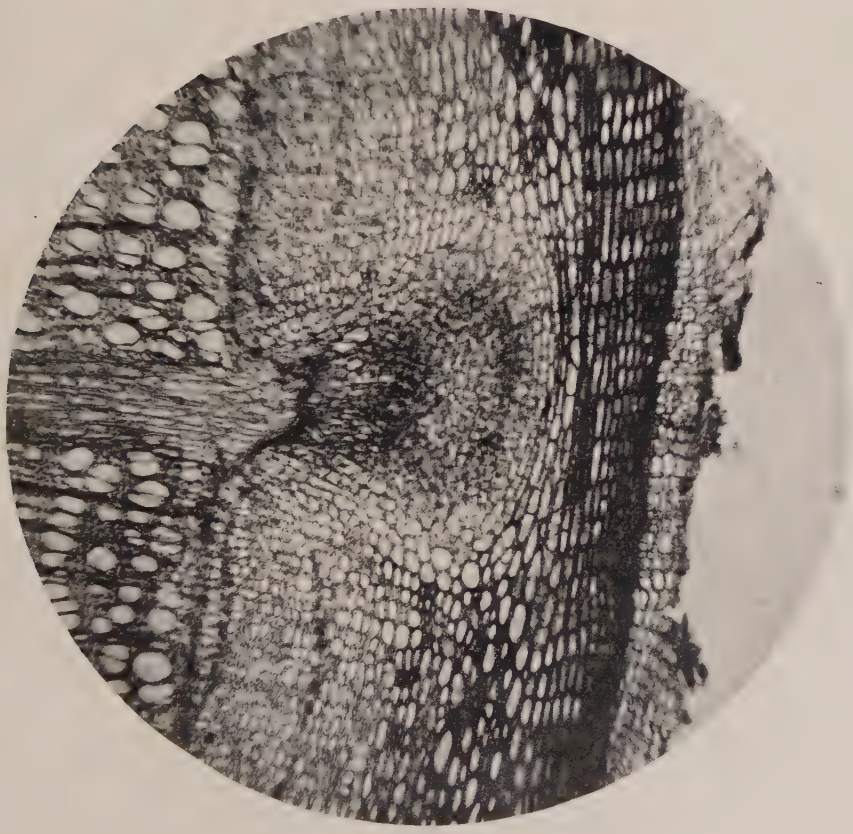


Fig. 4

PLAAT III.

Fig. 5. Schematische figuur, welke de ligging toont der wortelbeginsels in een stengelstukje van *Ribes nigrum*, 2 c.M. lang, vlak onder de bladinplanting. In dit stengelstukje werden 23 wortelbeginsels gevonden; het verband met de mergstralen, in het bijzonder die, welke de houtsectoren begrenzen, die correspondeeren met de bladbundels van het boven aan het internodium geplaatste blad (I) en het één hooger geplaatste (II), is duidelijk.

Fig. 6. De 23 wortelbeginsels aangegeven in fig. 5 op hun grootste dwarse doorsnede geteekend (vergr. 36 ×).

Fig. 7. Schematische figuur, ter vergelijking van de onderste en bovenste c.M. van een internodium, hetwelk 4 c.M. lang was. (Eenjarige tak van *Ribes nigrum).* In de bovenste c.M. bevinden zich 11, in de onderste 7 wortelbeginsels.

Fig. 8. De wortelbeginsels van fig. 7 op hun grootste dw. doorsnede geteekend (vergr. 36 ×); 1—11 van de bovenste, 12—18 van de onderste c.M.

PLATE III.

Fig. 5. Diagram showing the arrangement of the root-germs in a part of the stem of *Ribes nigrum*, 2 c.m. long, immediately under the insertion of the leaf. In this little piece of the stem 23 root-germs were found; the connection with the medullary rays is clear, especially with those that lie next to the wood sectors that correspond to the bundles of the leaf placed at the top of the internode (I) and the next higher one (II).

Fig. 6. The 23 root-germs as shown in fig. 5, drawn at their largest cross section (enlargement 36 ×).

Fig. 7. Diagram for comparing the lowest and highest centimetre of a 4 c.m. long internode (one year old branch of *Ribes nigrum).* In the upper c.m. 11, in the lower one 7 root-germs are found.

Fig. 8. The root-germs of fig. 7 drawn at their largest cross section (enlargement 36 ×), 1—11 belonging to the upper centimetre, 12—18 to the lower one.

Fig. 5

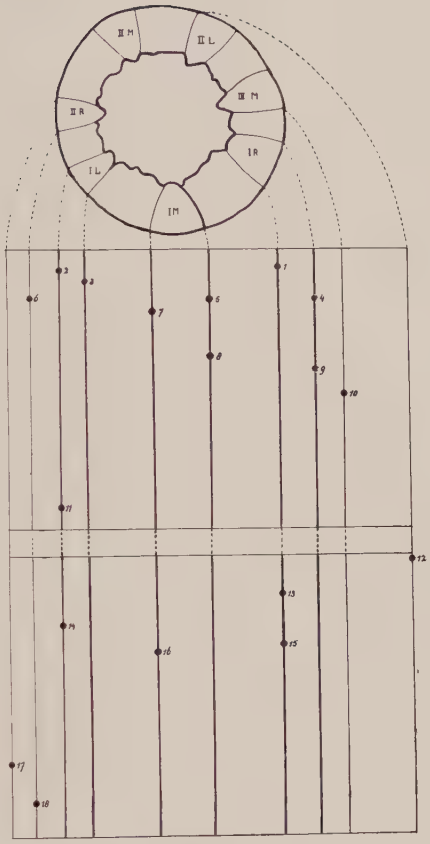


Fig. 7

Fig. 6

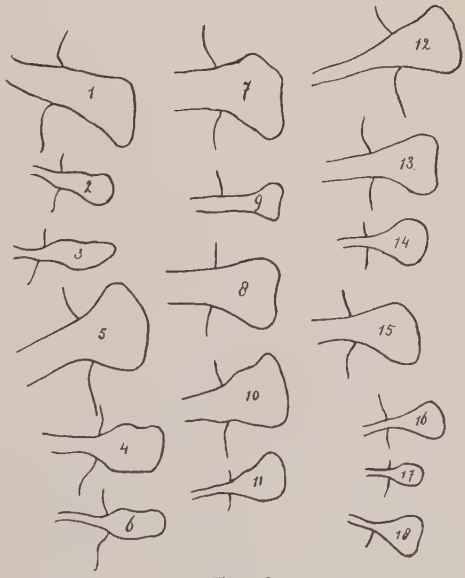


Fig. 8

PLAAT IV.

Fig. 9. Schematische figuur, welke de ligging toont der wortelbeginsels (36) in een internodium van 3 c.M. lengte, en het verband met het mergstraalsysteem. Een zekere ophooping aan het boveneind valt waar te nemen; verdeelt men het internodium in 3 stukken van 1 c.M. dan vindt men (van boven naar onder): 17, 10 en 9 wortelbeginsels.

Fig. 10. De 36 wortelbeginsels, aangegeven in fig. 9, op hun grootste dw. doorsnede geteekend: 1—17 in de bovenste, 18—27 in de middelste, 28—36 in de onderste c.M. (Een nader onderzoek toonde, dat in den regel groote wortelbeginsels, zooals N°. 34 en 36 aan het ondereind der internodiën niet voorkomen).

PLATE IV.

Fig. 9. Diagram showing the location of root-germs (36) in an internode of 3 c.m. length and the connection with the medullary system. A certain accumulation at the top may be observed; if we divide the internode into 3 pieces of 1 c.m. each, we find (from top to bottom): 17, 10 and 9 root-germs.

Fig. 10. The 36 root-germs shown in fig. 9, drawn at their largest cross section; 1—17 in the topmost, 18—27 in the central, 28—36 in the lowest centimetre (an examination of several internodes showed that, as a rule, large root-germs like n°. 34 and 36 are not to be found at the base of internodes).

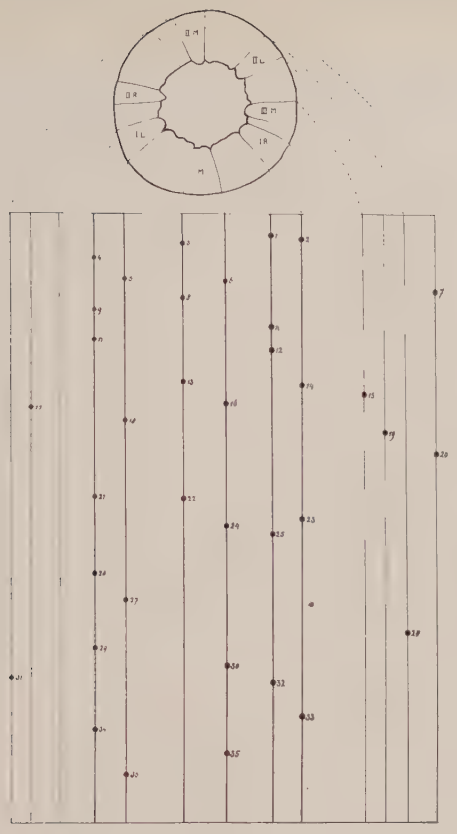


Fig. 9

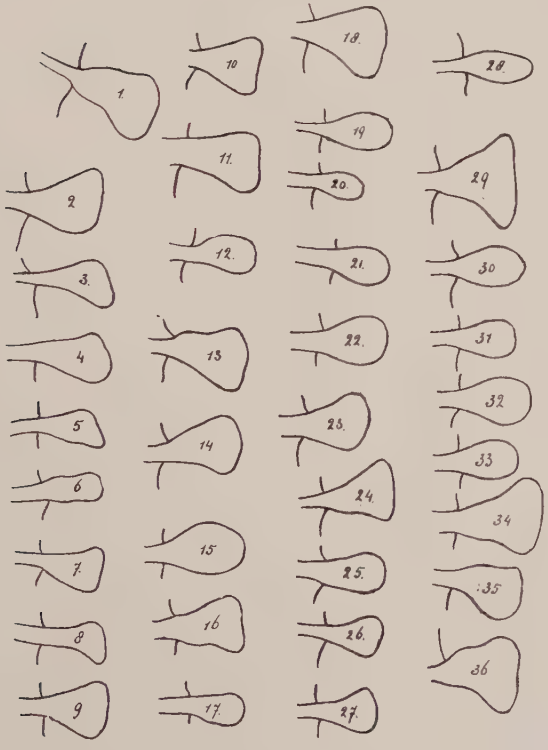


Fig. 10

PLAAT V.

Fig. 11. Plaatsing der wortels aan vier opeenvolgende internodiën van een eenjarigen tak van *Salix amygdalina*. Regelmatig treden de wortels op ter weerszijden van het bladlidteeken (a); voorts neemt men wortels waar ter weerszijden van de mediaan, onder het blad (b); tenslotte ook eenige wortels (c), op kleiner of grooter afstand ongeveer mediaan boven het blad.

PLATE V.

Fig. 11. Arrangement of the roots in four successive internodes of a one-year-old branch of *Salix amygdalina*. The roots appear regularly on both sides of the leaf-scar (a); moreover, roots are to be seen on both sides of the median plane under the leaf (b); finally, also a few roots (c) at a smaller or larger distance from the median plane above the leaf.

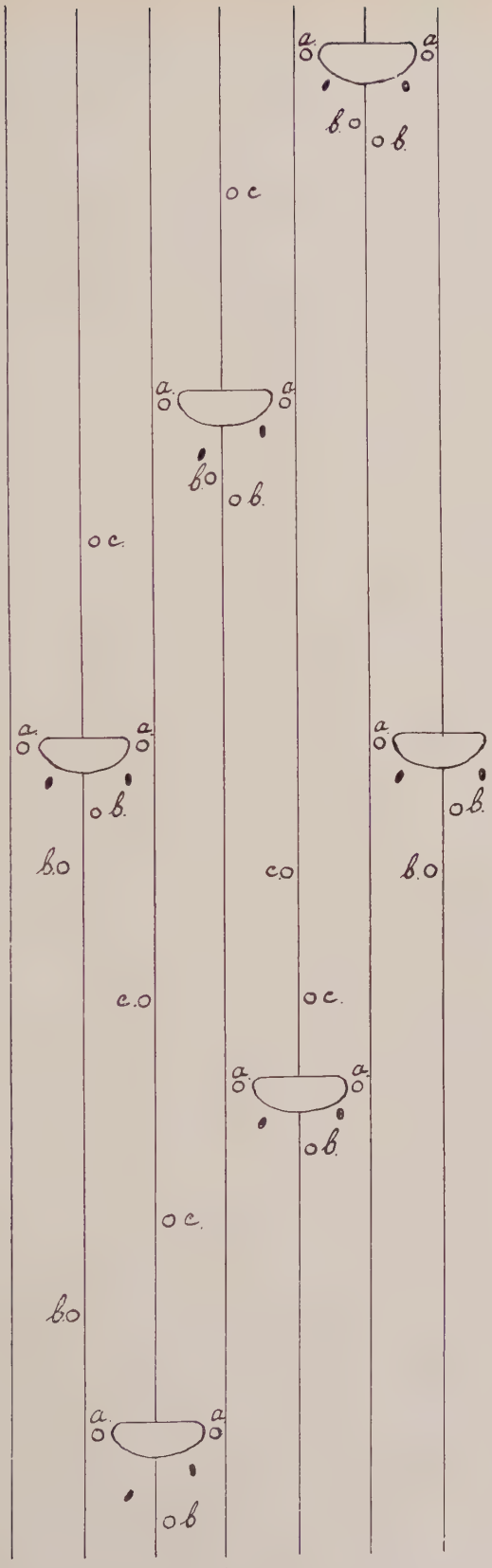


Fig. 11

PLAAT VI.

Fig. 12—15. Vier halfschematische figuren, ter verduidelijking van de ligging der wortelbeginsels bij *Salix;* doorsneden door een internodium van *Salix rotundifolia.* Met I M, I R, I L zijn de houtsectoren aangeduid, correspondeerend met de drie bladbundels van het blad, boven aan het internodium; met II M, II R, II L, die welke correspondeeren met het naar omhoog volgende, enz.

Fig. 12. De doorsnede 6 m.M. onder den knop, met een wortelbeginsel tegenover een der stralen, welke 1 M begrenst en in samenhang met het cambium.

Fig. 13. Doorsnede ongeveer ter hoogte van de bladinplanting. Rechts is de bladbundel (I R) uit den houtcylinder getreden. Hierdoor ontstaat plaatselijk een breede mergverbinding. Even daarboven (waar de houtcylinder weer gesloten is) vindt men het rechtsche laterale wortelbeginsel (vergelijk fig. 16).

Fig. 14. Doorsnede door het onderste deel van het internodium; men ziet de afplatting van den stengel boven den (naar onderen) volgenden knop en onder het midden dezer afplatting een wortelbeginsel.

Fig. 15. Doorsnede 2.5 m.M. onder de vorige; deze toont, dat ook dit wortelbeginsel zich bevindt in de nabijheid van een breede mergverbinding, ontstaan door de uittreding van den middelsten bladbundel.

PLATE VI.

Fig. 12—15. Four semi-diagrammatic figures to illustrate the arrangement of the root-germs in *Salix;* cross sections through an internode of *Salix rotundifolia.* The woodsectors corresponding with the three bundles of the leaf at the top of the internode, are indicated by I M, I R, I L; those of the next higher leaf by II M, II R, II L etc.

Fig. 12. Cross section 6 m.m. under the bud with a root-germ opposite one of the rays limiting the sector I M, which germ is in connection with the cambium.

Fig. 13. Section approximately at the place of the insertion of the leaf. On the right the leafbundle (I R) has emerged from the wood-cylinder, owing to which a broad radial band of parenchyma in connection with the pith is formed locally. Just above this (where the wood-cylinder is closed again) the lateral root-germ on the right side is to be found (compare fig. 16).

Fig. 14. Cross-section through the lower part of the internode; it shows the flattened part of the stem above the next lower bud; in the centre of this flattened part is a root-germ.

Fig. 15. Section 2.5 m.m. below the preceding one; it shows that this root-germ also is found in the neighbourhood of a large pith-connection, formed by the median leafbundle leaving the wood-cylinder.

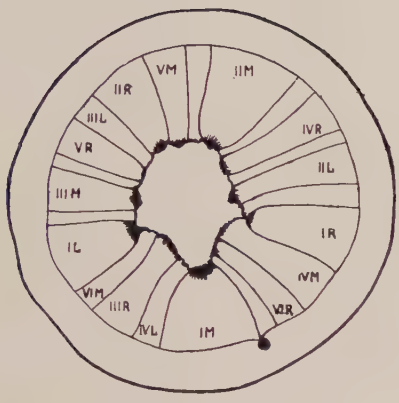


Fig. 12

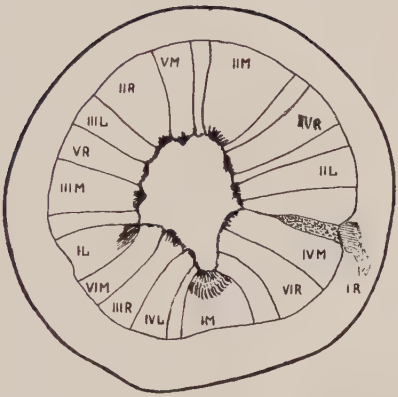


Fig. 13

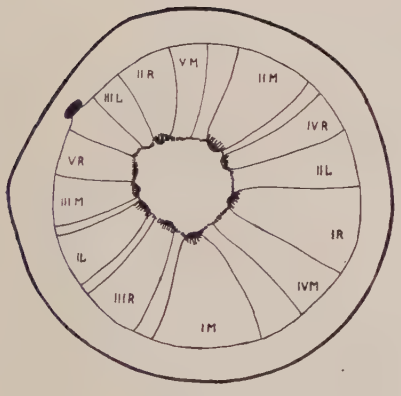


Fig. 14

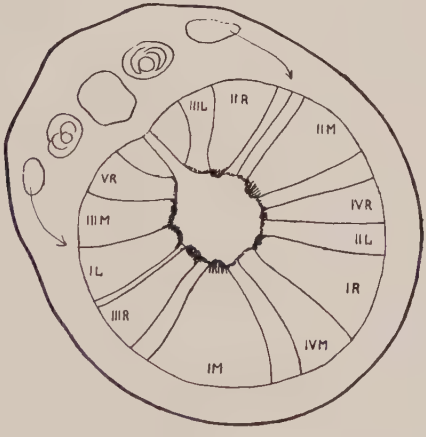


Fig. 15

PLAAT VII.

Fig. 16. Doorsnede door een knoop van een éénjarigen tak van *Salix laurifolia*, ter hoogte van de bladinplanting; de rechter bladbundel is uit den houtcylinder getreden en bevindt zich in den bast. Men ziet het wortelbeginsel en een breeden mergstraal, welke naar onderen samenhangt met de breede mergverbinding, ontstaan door het uittreden van den bladbundel. De linker bladbundel (die hier iets hooger uitreedt) bevindt zich nog in den houtcylinder; aan de binnenzijde daarvan een breede mergverbinding. Het linker wortelbeginsel bevindt zich hier iets hooger dan het rechter (vergr. 10 ×).

Fig. 17. Toont het wortelbeginsel (zichtbaar in fig. 16) bij sterker vergrooting (100 ×), als een meristematisch weefselknopje in samenhang met het cambium. De kernen der protoplasmarijke cellen zijn zichtbaar.

PLATE VII.

Fig. 16. Section through the node of a one-year-old branch of *Salix laurifolia*, at the level of the insertion of the leaf; the leafstrand on the right has left the wood-cylinder and is to be seen in the bark. The root-germ and a broad ray, which in the downward direction corresponds with the radial band of parenchyma formed by the emerging of the leafbundle, are visible. The leafbundle on the left (which here emerges a little higher) is still in the wood-cylinder, at the interior of which we see the radial parenchyma. Here the left root-germ is placed a little higher than the right one (enlargement 10 ×).

Fig. 17. Shows the root-germ (visible in fig. 16) more magnified (enlargement 100 ×), as a small group of meristematic cells in connection with the cambium. The cells are rich in protoplasma and the nuclei are to be seen.

Fig. 16

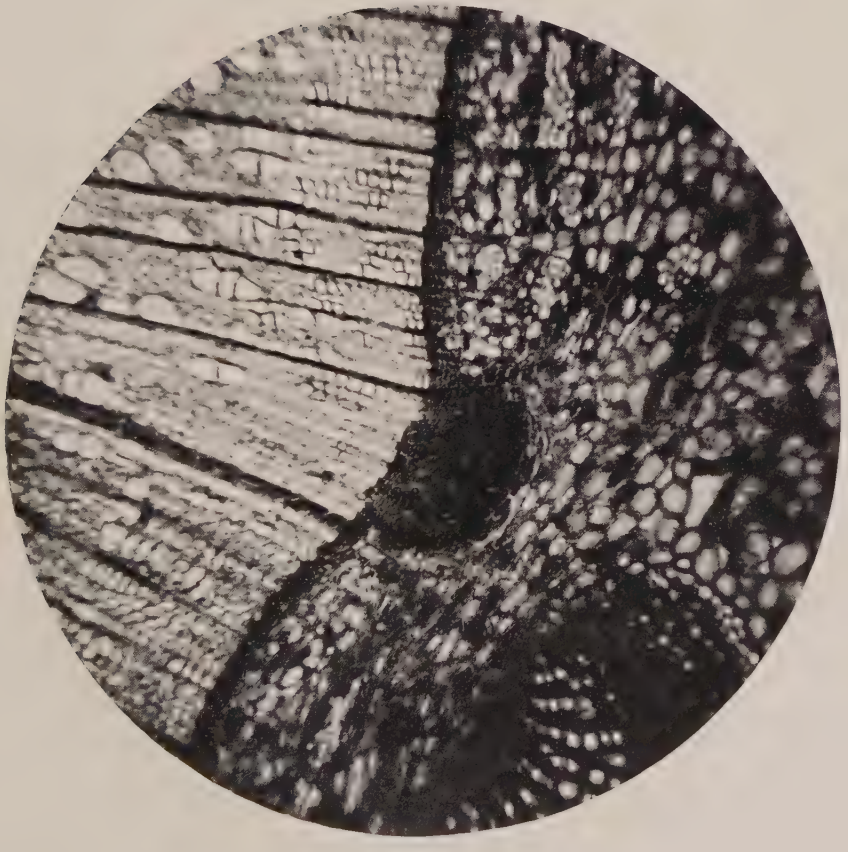


Fig. 17

PLAAT VIII.

Fig. 18—27. Tien halfschematische figuren, afbeeldingen van die coupes, uit een geheele serie van een internodium van *Populus trichocarpa* (éénjarige tak), waarin wortelbeginsels werden aangetroffen. De reeks bestond uit 432 coupes van 100 μ; de cijfers (69, 82 enz.) geven het nummer van de coupe aan. Het eerste bevond zich dus bijna 7 m.M. onder het boveneind van het internodium, het tweede ruim 8 m.M. enz. De wortelbeginsels bevinden zich ongeveer tegenover het midden (vergelijk ook fig. 28) der houtsectoren, die correspondeeren met de bladbundels van het blad, hetwelk zich bovenaan het internodium bevindt (69, 82, 93, 123, 312, 349, 423), òf van het één hooger geplaatste blad (140, 294, 404).

PLATE VIII.

Fig. 18—27. Ten semi-diagrammatic figures, representing those sections, from a series of a whole internode of *Populus trichocarpa* (one-year-old branch), in which root-germs were found. The series consisted of 432 sections of 100 μ thickness; the figures (69, 82, etc.) indicate the number of the section. Thus the first germ was nearly 7 m.m. below the top of the internode, the second 8 m.m. etc. The root-germs are found approximately opposite the centre (compare also fig. 28) of the woodsectors that correspond with the leaf bundles of the leaf at the top of the internode (69, 82, 93, 123, 312, 349, 423), òr of the next higher leaf (140, 294, 404).

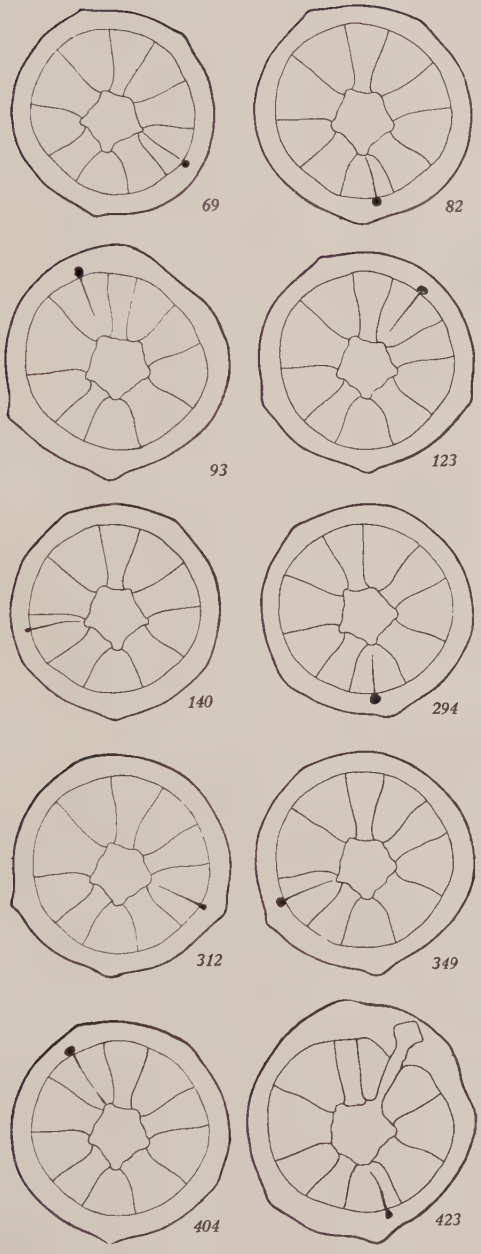


Fig. 18—27

PLAAT IX.

Fig. 28. Doorsnede door een internodium van een éénjarigen tak van *Populus trichocarpa* (vergr. 10 ×); hierin een wortelbeginsel tegenover het midden van den houtsector I M (correspondeerend met den middelsten bundel van het blad, dat zich bovenaan het internodium bevindt). De verbreeding van den mergstraal is zichtbaar. Deze is slechts plaatselijk (vergelijk fig. 30, een coupe ± 2 m.M. boven die, welke fig. 28 toont).

Fig. 29. Een deel van de vorige doorsnede, sterker vergroot. Men ziet het wortelbeginsel in samenhang met het cambium en den sterk verbreeden mergstraal. Men lette ook op de bastbundels: zeer vaak ziet men, dat deze sterk verdikte elementen juist tegenover het wortelbeginsel ontbreken (vergr. 100 ×).

PLATE IX.

Fig. 28. Section through an internode of a one-year-old branch of *Populus trichocarpa* (enlargement 10 ×); in which a root-germ opposite the centre of the wood sector I M (corresponding with the central bundle of the leaf found at the top of the internode). The widening of the medulary ray is visible, but it is only local (compare fig. 30, a section about 2 m.m. above that of fig. 28).

Fig. 29. Part of the foregoing section more magnified. The root-germ is seen in connection with the cambium and the strongly widened medullary ray. Pay attention also to the bast-bundles: it often happens that these strongly thickened elements are wanting just opposite the root-germ (enlargement 100 ×).

Fig. 28

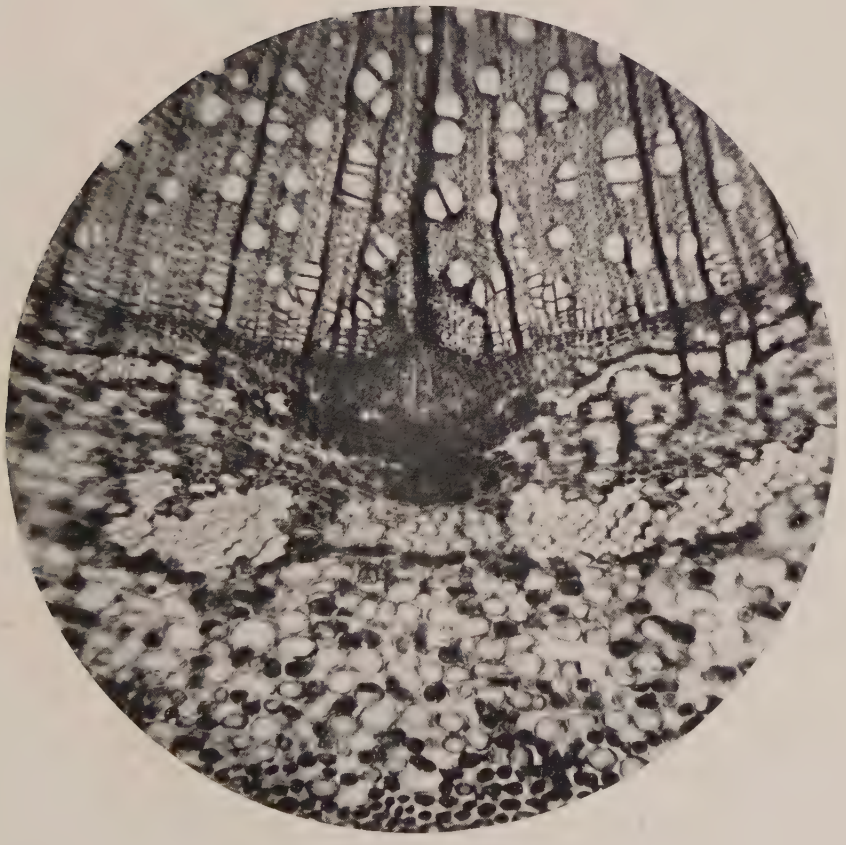


Fig. 29

PLAAT X.

Fig. 30. Doorsnede door hetzelfde internodium, 2 m.M. boven die, welke afgebeeld is op fig. 28; hierin een wortelbeginsel tegenover I R; de verbreeding van den correspondeerenden mergstraal is zichtbaar (vergr. 10 ×).

Fig. 31. Een deel van de vorige doorsnede bij sterker vergrooting (vergr. 100 ×).

PLATE X.

Fig. 30. Section through the same internode, 2 m.m. above the one shown in fig. 28, in which a root-germ lies opposite I R; the widening of the corresponding medullary ray is visible (enlarg. 10 ×).

Fig. 31. Part of the foregoing section more magnified (enlargement 100 ×).

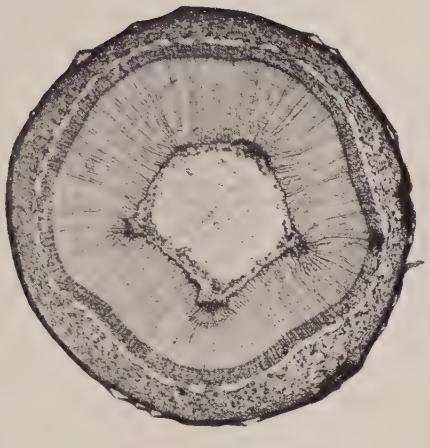


Fig. 30

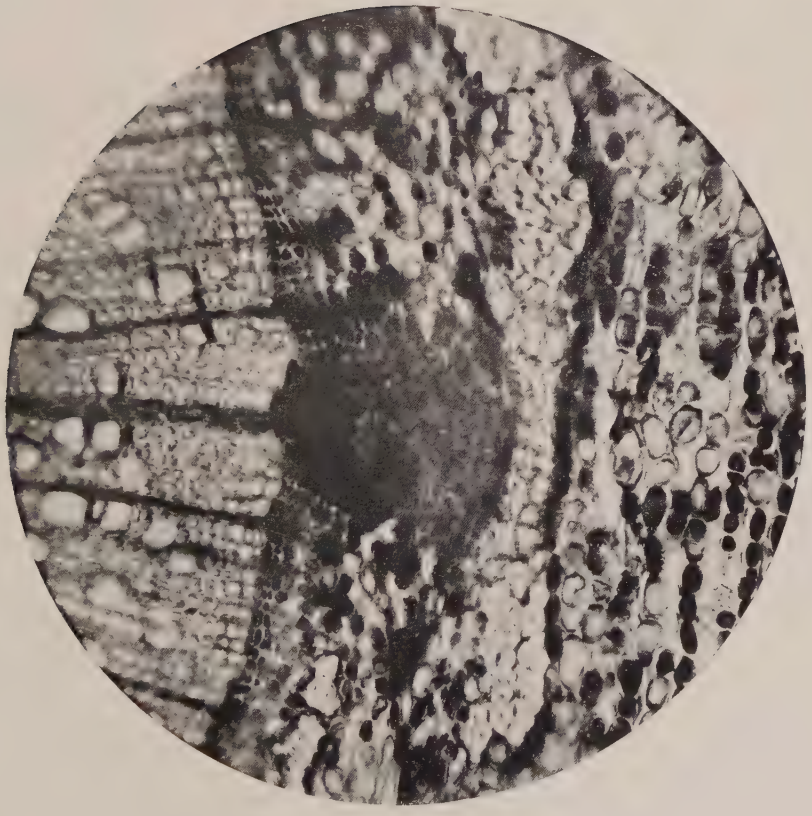


Fig. 31

PLAAT XI.

Fig. 32—35. Vier halfschematische figuren ter verduidelijking van de ligging der wortelbeginsels bij *Populus;* uit een serie doorsneden van een éénjarigen tak van *Populus nigra* var. *pyramidalis.*

Fig. 32. Een doorsnede even onder den knop. Door het uittreden van den medianen bladbundel is een breede mergverbinding ontstaan; de bundel zelf is uit drie deelen samengesteld (vergr. 8 ×).

Fig. 33. Een doorsnede 1.5 m.M. lager dan de vorige; de mediane bladbundel in den houtcylinder opgenomen; de mergstralen, die het middendeel van den bundel scheiden van de beide laterale deelen, zijn nog duidelijk zichtbaar (vergr. 8 ×).

Fig. 34. Een deel van een doorsnede tusschen de beide vorige gelegen, bij sterker vergrooting (vergr. 20 ×).

Fig. 35. Een deel van een doorsnede, 5 m.M. lager, dan die van fig. 34. Een van de beide mergstralen, die het middendeel van den medianen bladbundel begrenzen, is aanmerkelijk breeder, dan de andere mergstralen; in samenhang daarmede een wortelbeginsel (vergr. 20 ×).

PLATE XI.

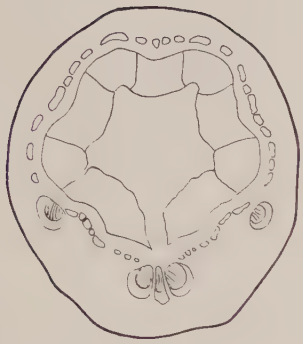
Fig. 32—35. Four semi-diagrammatic figures to illustrate the arrangement of the root-germs in *Populus;* taken from a series of sections of a one-year-old branch of *Populus nigra* var. *pyramidalis.*

Fig. 32. A section slightly below the bud. A broad radial band of parenchyma is formed by the emerging of the median leafstrand; the bundle itself consists of three parts (enlargement 8 ×).

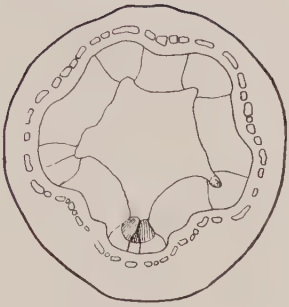
Fig. 33. A section 1.5 mm. below the preceding one; the median leafbundle has entered the wood cylinder; the medullary rays that separate the central part of the bundle from the two lateral parts are clearly visible (enlargement 8 ×).

Fig. 34. Part of a section situated between the two preceding ones, more magnified (enlargement 20 ×).

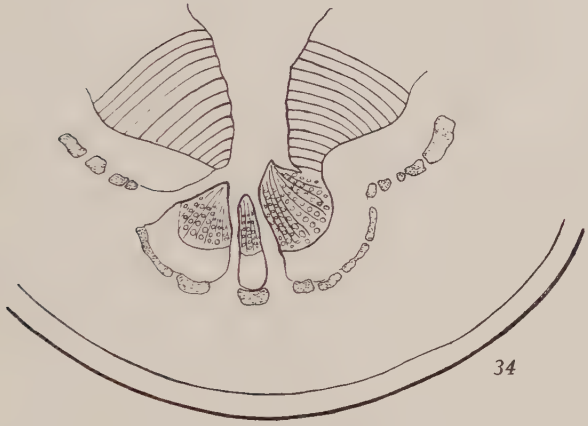
Fig. 35. Part of a section, 5 mm. lower than that of fig. 34. One of the medullary rays limiting the centre of the median leafstrand is considerably wider than the other rays; in connection herewith a root-germ (enlargement 20 ×).



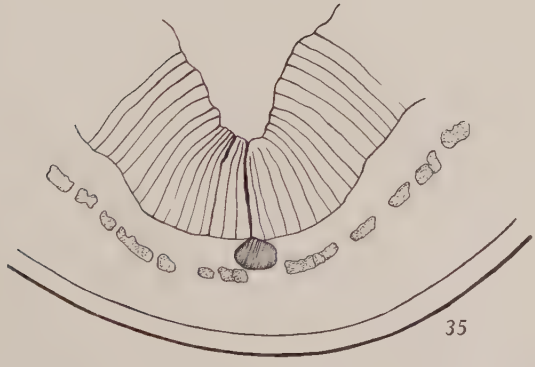
32



33



34



35

Fig. 32—35

PLAAT XII.

Fig. 36. Een doorsnede door een éénjarigen tak van *Populus Simoni;* hierin een zeer sterk ontwikkeld wortelbeginsel tegenover den houtsector I R. Men lette op den vijfkantigen stengel en de ligging van het wortelbeginsel; de wortels komen steeds vlak tegen de ribben aan naar buiten (vergr. 10 ×).

Fig. 37. Een deel van de vorige doorsnede sterker vergroot (100 ×).

PLATE XII.

Fig. 36. Section through a one-year-old branch of *Populus Simoni* with a very strongly developed root-germ opposite the wood sector I R. Attention is to be paid to the pentagonal stem and the position of the root-germ; the roots always emerge close to the projecting angles (enlargement 10 ×).

Fig. 37. Part of the preceding section more magnified (enlargement 100 ×).

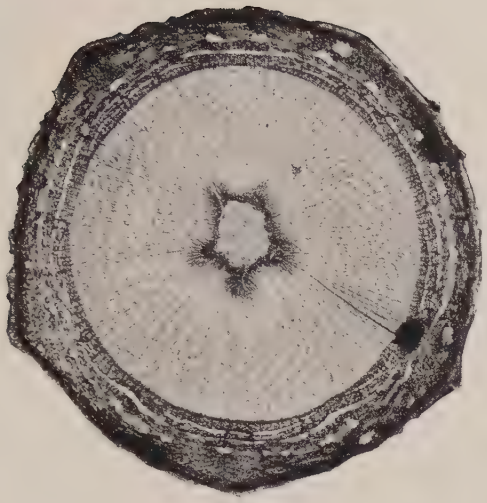


Fig. 36

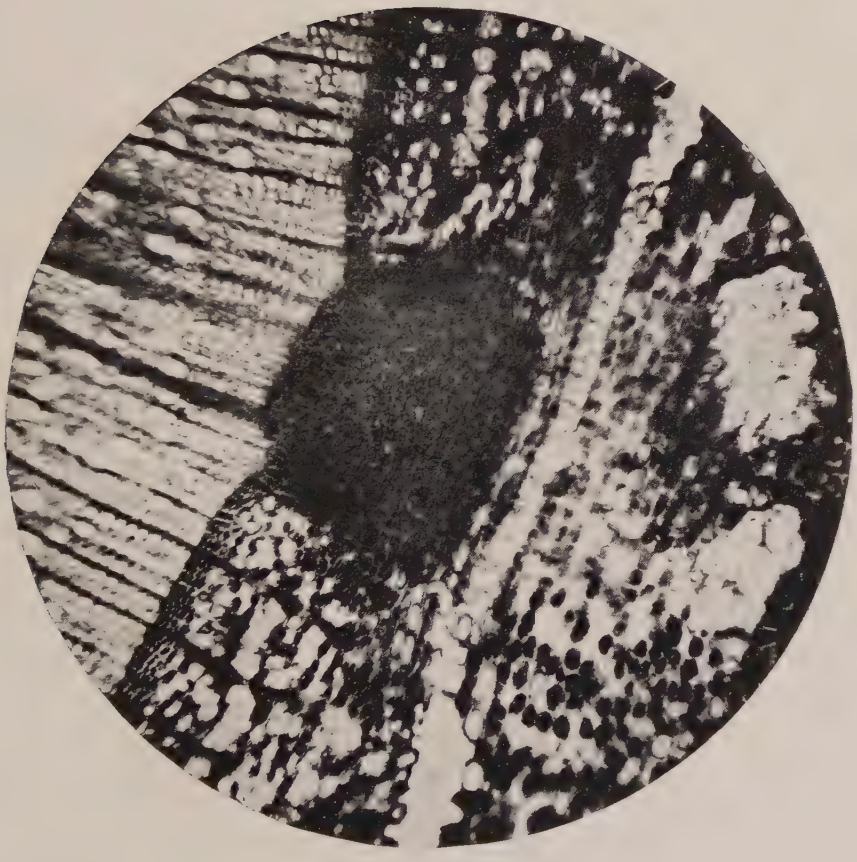


Fig. 37

PLAAT XIII.

Fig. 38. Twee cylinders, waarin een aantal één-, twee- en driejarige takken van *Populus trichocarpa*. Deze waren er op 10 Febr. ingeplaatst en twee weken later (25 Febr.) gephotographeerd. Bij de takken in den cylinder *b* waren de knoppen verwijderd. Talrijke wortels zijn aan de takken in beide cylinders opgetreden, bijna uitsluitend aan de deelen, die zich boven het water bevinden, en schijnbaar zonder eenige regelmaat verspreid; geen verschil in wortelvorming tusschen de beide cylinders.

PLATE XIII.

Fig. 38. Two cylinders in which a number of branches of *Populus trichocarpa*, one, — two, — and three years old. They were placed in the cylinders on Febr. 10th and photographed after two weeks (Febr. 25th). From the branches in cylinder *b* the buds had been removed. Numerous roots appeared on the branches in both cylinders, at first almost exclusively on the parts that are found above the water, and apparently dispersed without any regularity; no difference in root formation between the two cylinders.

Fig. 38

PLAAT XIV.

Fig. 39. Proef teneinde den invloed der knoppen na te gaan op de ontwikkeling der wortels. In elk der vier cylinderglazen bevinden zich drie éénjarige takken van *Salix amygdalina*.
de knoppen van de 6 takken in *c* en *d* zijn verwijderd, in *a* en *b* intact. De proef is zoo ingericht, dat tevens het waterverbruik der takken te meten is; het werd afgelezen op strooken millimeterpapier en later door middel van een buret bepaald.
De proef werd 31 Maart ingezet; 11 April gephotographeerd. Het verschil in wortelvorming tusschen de takken *a, b* en *c, d* is zeer groot. Het verschil in wateropname eveneens, grooter dan uit de photo blijkt; aan de cylinders *a* en *b* is tijdens de proef 20 c.M³. water bijgevoegd, aan *c* en *d* slechts 10 c.M³. In alle cylinders zijn de wortels onder water het sterkst gegroeid. In *c* en *d* hebben zich eenige nevenknoppen tot kleine scheuten ontwikkeld.

PLATE XIV.

Fig. 39. Experiment in order to determine the influence of the buds on the development of the roots. Each of the cylinders contains three one-year-old branches of *Salix amygdalina*. The buds of the 6 branches in *c* and *b* have been removed, those in *a* and *b* are intact. The experiment has been arranged so that the quantity of water used by the branches could be measured. It was read from strips of millimeter-paper and afterwards determined by means of a burette. The experiment was started on March 31th; photographed on April 11th. The difference in root-formation between the branches *a, b* and *c, d* is very considerable, and so is the difference in the absorption of water. This difference is greater than is shown on the photo. During the experiment 20 c.M³. water has been added to the cylinders *a* and *b*, to *c* and *d* only 10 c.M³. In all cylinders the roots under water have made the stronger growth. In *c* and *d* some secondary buds have developed into small shoots.

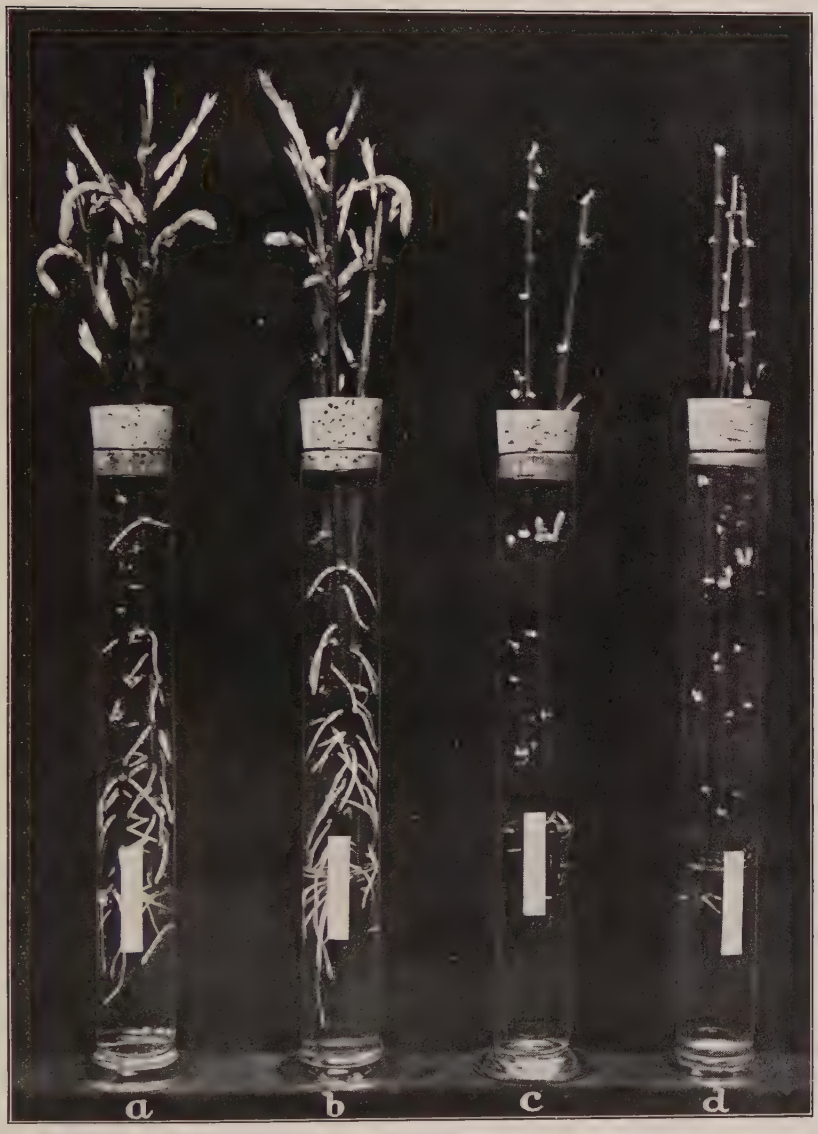


Fig. 39

PLAAT XV.

Fig. 40. Twee cylinders van een proef met twaalf éénjarige stekken van *Salix nigricans*, ingericht als de vorige (afgebeeld op fig. 39). Ingezet 31 Maart, gephotographeerd 13 April.
De stekken in den cylinder *a* toonen aanmerkelijk sterkere wortelvorming, in het waterverbruik is slechts een zeer gering verschil.

PLATE XV.

Fig. 40. An experiment with twelve one-year-old cuttings of *Salix nigricans*, arranged as the preceding one (depicted on fig. 39) started March 31th, photographed April 13th. The cuttings in cylinder *a* show a considerably stronger root formation; in the absorption of water there is only a very slight difference.

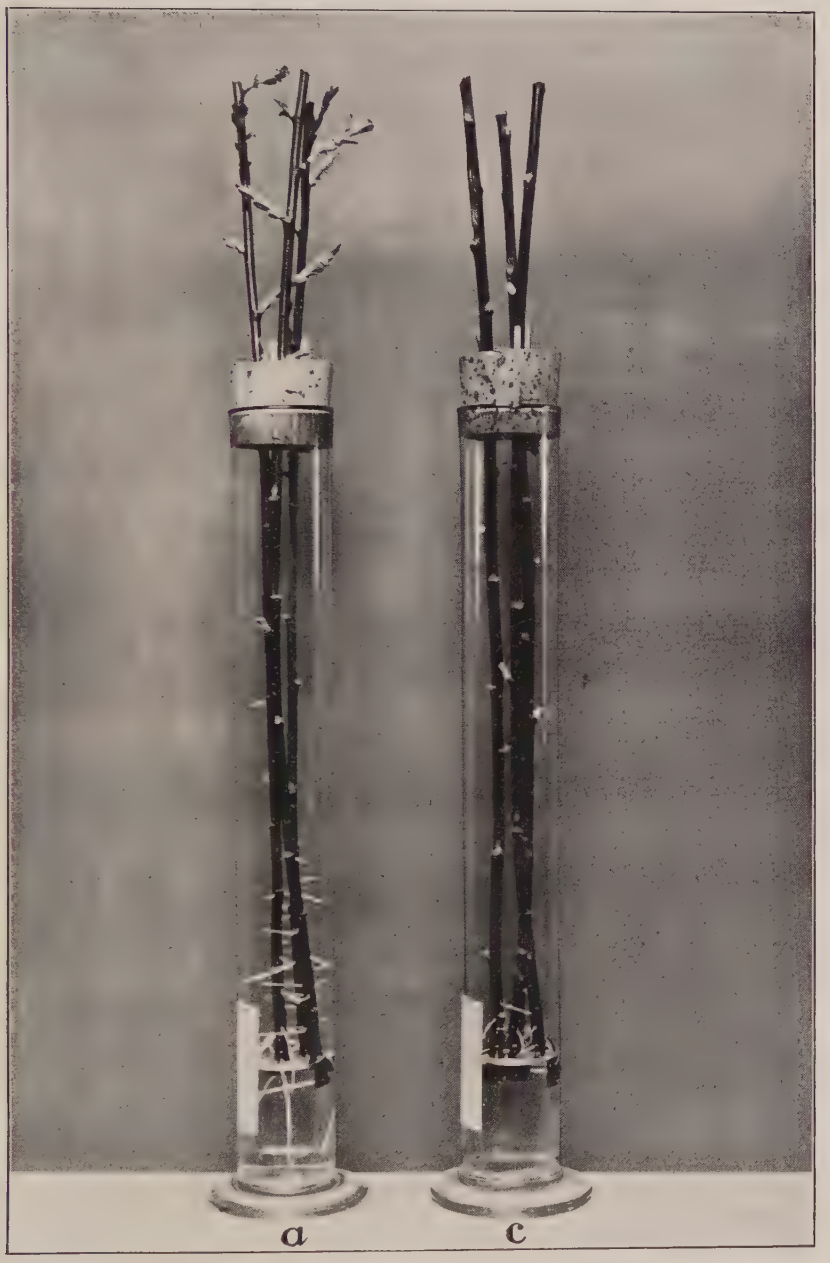


Fig. 40

PLAAT XVI.

Fig. 41. Proef met 10 stekken van *Salix laurifolia*. De cylinders *a* en *c* zijn naast elkaar geplaatst, omdat in elk zich twee even sterke takken bevinden; evenzoo *b* en *d* elk met drie takken. Ingezet 1 April, gephotographeerd 15 April. *a* en *b* vertoonen een duidelijken voorsprong in de wortelvorming boven *c* en *d*, terwijl het waterverbruik gelijk is.

PLATE XVI.

Fig. 41. Experiment with 10 cuttings of *Salix laurifolia*. The cylinders *a* and *c* have been placed together because each contains two equally strong branches; the same *b* and *d* each with three branches. Started April 1th, photographed April 15th; *a* and *b* show a considerable start in the root formation over *c* and *d*, whereas the water-absorption is the same.

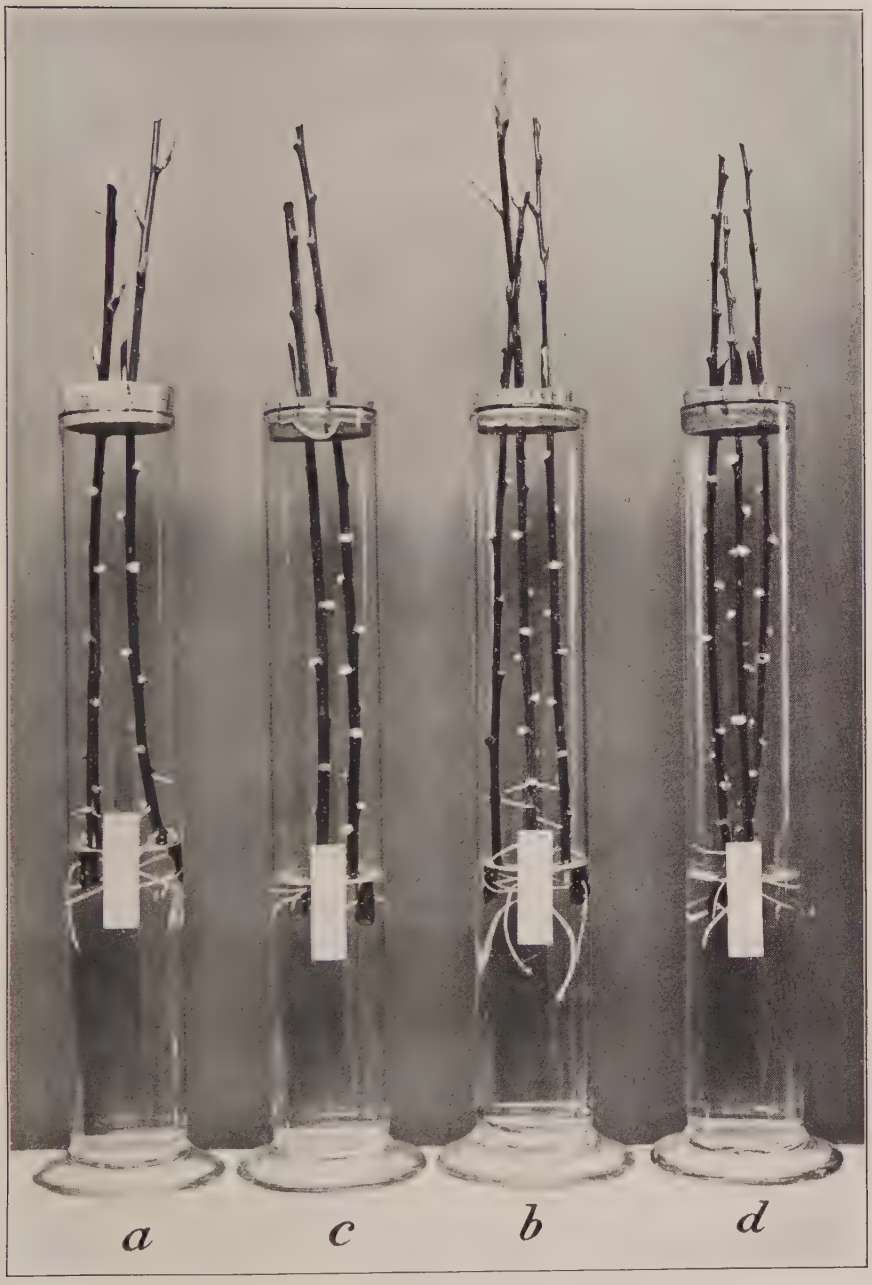


Fig. 41

PLAAT XVII.

Fig. 42. Zes éénjarige stekken van een proef met *Populus Simoni*, welke ingericht was, als de vorige (zie b.v. fig. 39, *Salix amygdalina)*. Op de figuur bevinden zich links de drie takken uit den cylinder *a*, rechts die uit *c*; van de laatste waren de knoppen verwijderd. De proef werd ingezet 11 April, de takken werden 4 Mei gephotographeerd. Bij de drie takken *a* hebben zich de knoppen tot bebladerde scheutjes ontwikkeld; bij takken *c* hebben zich op de wonden, ontstaan door het verwijderen der knoppen, callusknobbels gevormd, althans over dat deel van de stek, dat zich binnen den cylinder bevond. De stekken *a* vertoonen krachtige wortelvorming.

PLATE XVII.

Fig. 42. Six one-year-old cuttings from an experiment with *Populus Simoni*, arranged as the preceding one (see f.i. fig. 39, *Salix amygdalina)*. In the figure the three branches from the cylinder *a* are seen on the left, those from *c* on the right; from the last one the buds had been removed. The experiment was started April 11th. The branches were photographed May 4 th. In the three branches *a*, the buds have developed into leafy shoots; in the branches *c* callus knots have been formed on the wounds made in removing the buds at least over that part of the cutting which was placed inside the cylinder. The cuttings *a* show strong root formation.

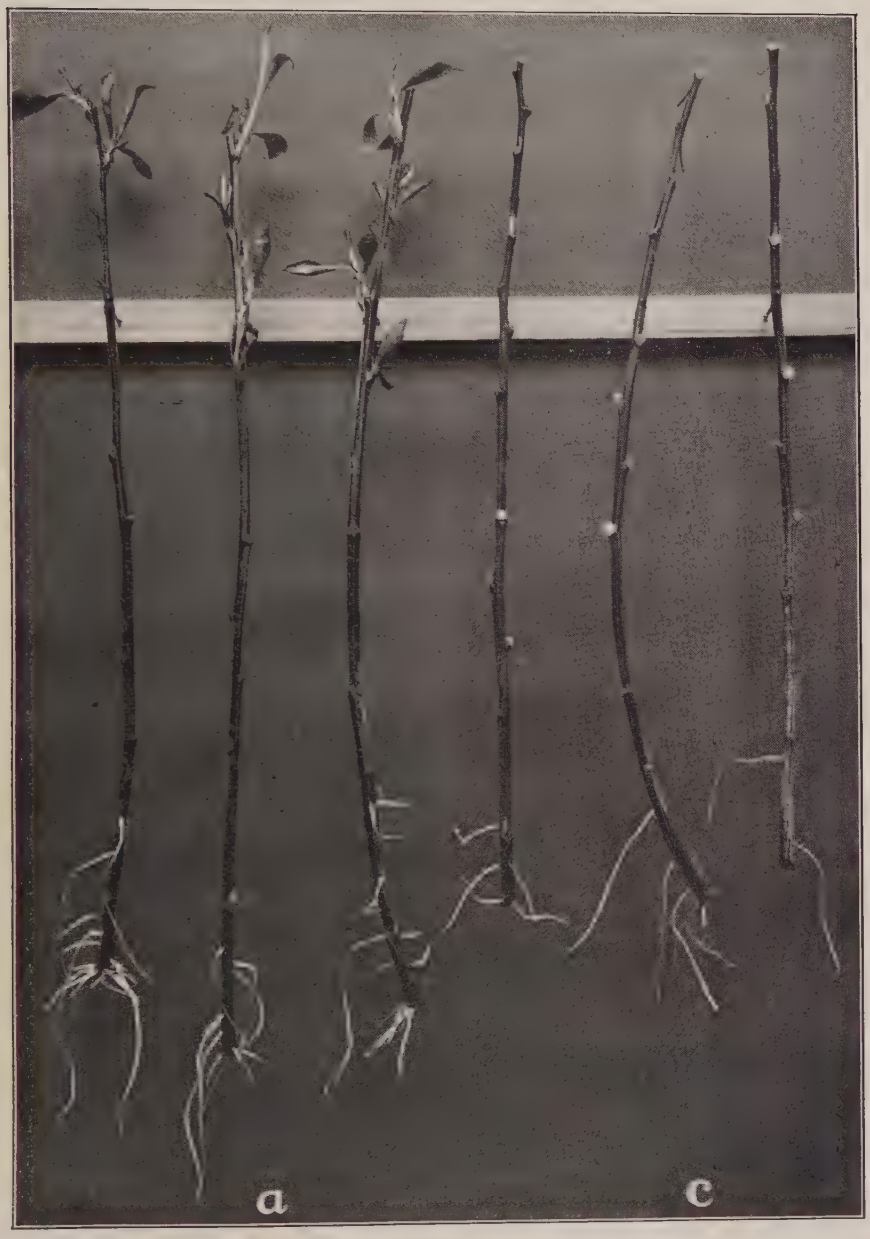


Fig. 42

PLAAT XVIII.

Fig. 43. De zes stekken uit de cylinder *c* en *d* (dus zonder knoppen) van dezelfde proef (genoemd bij fig. 42) gerangschikt in volgorde van de mate van wortelontwikkeling. De deelen der stekken, die zich buiten den cylinder (boven den kurk) bevonden, zijn weggesneden.
Bij 5 en 6 zijn uit de callusknobbels scheuten (*s*) geregeneerd; 4 draagt een krachtigen callusknobbel (*c*), waarvan de vorm doet vermoeden, dat aan de bovenzijde een spruit zich begint te ontwikkelen. Het valt voorts op, dat de wortels der stekken 5 en 6 reeds talrijke zijtakken vertoonen; de stekken 1—4 nog slechts weinig.

Fig. 44. Twaalf éénjarige stekken van *Populus nigra* var. *pyramidalis* van een proef ingericht als de vorige (zie fig. 39). Deze werd ingezet op 11 April; de takken werden 4 Mei gephotographeerd. De knoppen der zes linksche stekken zijn snel uitgeloopen. De wortelvorming en callusvorming dezer stekken is aanmerkelijk sterker, dan die van de zes rechtsche, wier knoppen verwijderd waren. Men lette op den krans van wondwortels bij de meeste der eerstgenoemde stekken.

PLATE XVIII.

Fig. 43. Six cuttings from the cylinders *c* and *d* (i.e. without buds) of the same experiment (described in fig. 42) arranged in order of the degree of root formation. Those parts of the cuttings that were outside the cylinder (above the cork) have been cut away. In 5 and 6 shoots (*s*) have regenerated from the callus knots; 6 shows a strong callus knot the form of which suggests the incipient development of a shoot at the top. Further it will be noticed, that the roots of the cuttings 5 and 6 show numerous secondary branches; the cuttings 1—4 but a few.

Fig. 44. Twelve one-year-old cuttings of *Populus nigra* var. *pyramidalis* from an experiment arranged in the same manner as the former (fig. 39) on April 11th, photographed May 4th. The buds of the six cuttings on the left have sprouted strongly. The formation of roots and callus of these cuttings is much stronger than that of the six cuttings on the right, the buds of which had been removed. Pay attention to the wound-roots at the bases of the cuttings on the left.

Fig. 43

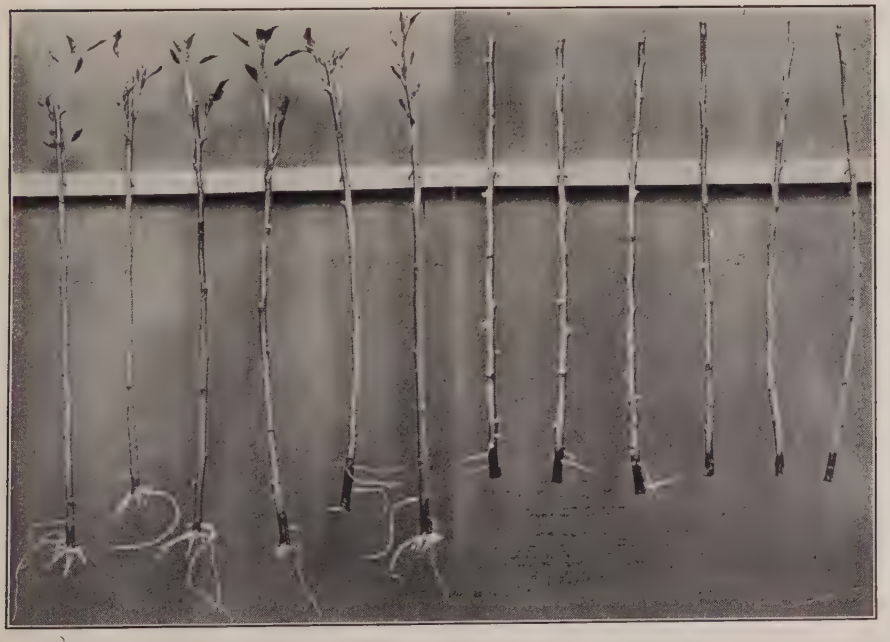


Fig. 44

PLAAT XIX.

Fig. 45—55 hebben betrekking op den anatomischen bouw van den druivenstengel. Men zie den tekst (Hoofdstuk VII).

PLATE XIX.

Fig. 45—55 refer to the anatomical structure of the vine stem. See the text (Chapter VII).

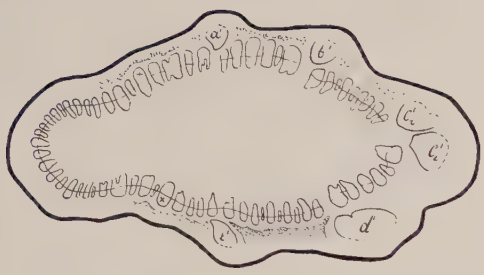


Fig. 45

Fig. 49

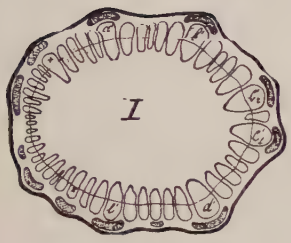


Fig. 46

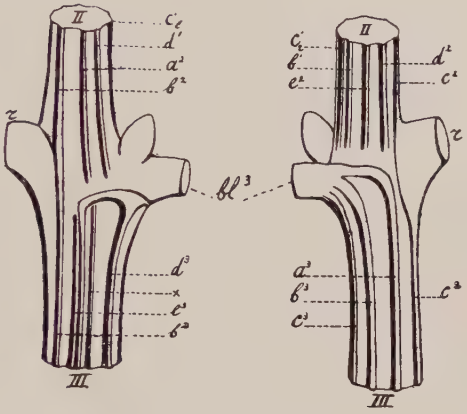


Fig. 50

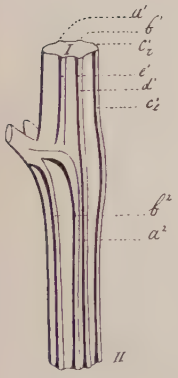


Fig. 47

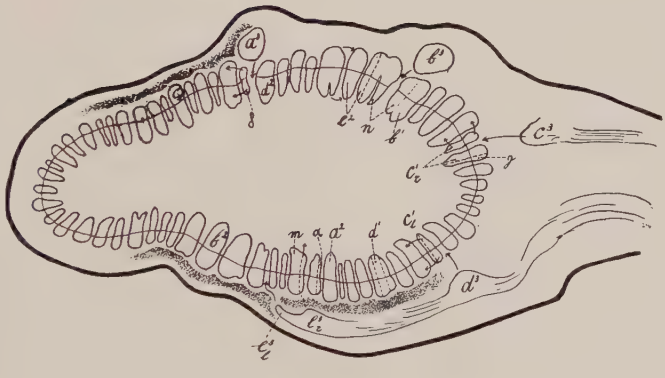


Fig. 51

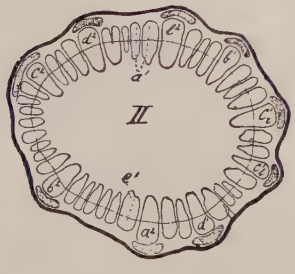


Fig. 48

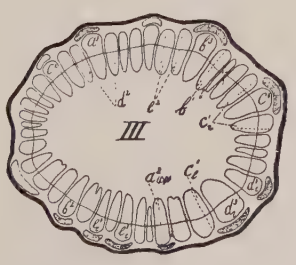


Fig. 52

PLAAT XX.

Fig. 53—55 zie bij Pl. XIX.

Fig. 56. Doorsnede door een druivestek, nabij de basis; de stek, éénjarig hout, was gedurende 6 weken met het ondereind in vochtig zand geplaatst. De wortels treden in hoofdzaak op tegenover de mergstralen, welke de houtsectoren begrenzen, die correspondeeren met de bladbundels van het eerste blad, wat men naar boven toe aantreft (*a*—*e*) en van het daaropvolgende.

PLATE XX.

Fig. 53—55. See Pl. XIX.

Fig. 56. Section trough a vine cutting near the base; the cutting, one-year-old wood, had been placed during 6 weeks with its base in moist sand. The roots appear principally opposite the medullary rays limiting those wood sectors, which correspond to the strands of the first leaf above (*a*—*e*) and of the following one.

Fig. 53

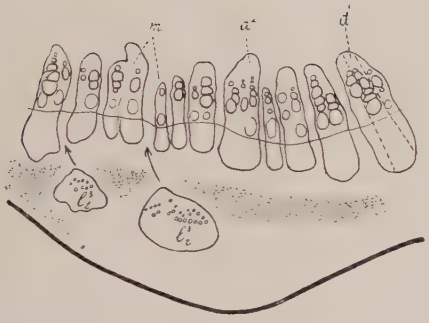


Fig. 54

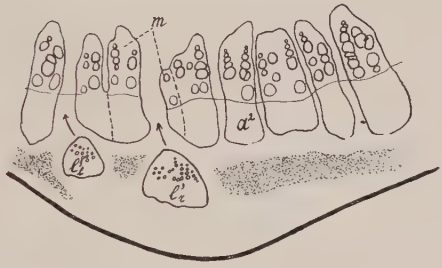


Fig. 55

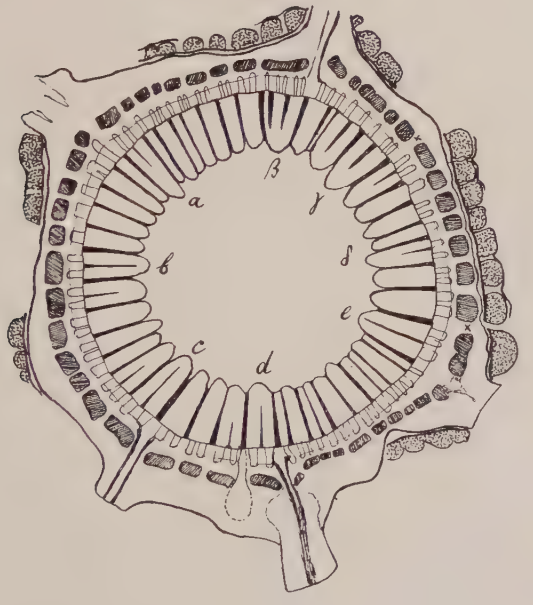


Fig. 56

PLAAT XXI.

Fig. 57, 58. Vergelijking tusschen de wortelvorming van druivestekken met een intacten knop (fig. 57) en stekken waar de knop verwijderd was (fig. 58). De stekken waren op 14 Febr. met het ondereind in een vochtig mengsel van zand en zaagsel geplaatst (kamertemperatuur) en 28 April gephotographeerd. De wortels der knoplooze stekken zijn aanmerkelijk geringer in aantal, meer gelocaliseerd nabij de basis; zij zijn opvallend dik en stijf, voorts zeer weinig vertakt en arm aan wortelharen, vandaar hun blanke en gladde opperhuid. De knopdragende stekken (fig. 57) toonen duidelijk de bevoorrechting van de zijde waar de knop (nu scheut) zich bevindt en, in mindere mate, ook van de tegenoverstaande zijde. Bij de knoplooze stekken geeft het kruisje de plaats aan, waar de knop zich bevond. Bij de rechter stek zijn de wortels geplaatst aan de zijde van den knop, bij de linker juist daartegenover.

PLATE XXI.

Fig. 57, 58. Comparison between root formation of vinecuttings with an intact bud (fig. 57) and such from which the bud had been removed. On Febr. 14th. the cuttings had been placed with the bases in a moist mixture of sand and sawdust (living-room temperature) and were photographed on April 28th. The roots of the budless cuttings are considerably fewer in number, and more localized near the base; they are extraordinarily thick and stiff, sparingly branched and poor in roothairs, hence their white and smooth epidermis. The cuttings bearing buds (fig. 57) show the favouring of the sector where the bud (now a shoot) is found, and in a less degree also of the opposite sector. For the budless cuttings (fig. 58) the cross indicates the place where the bud was inserted. In the cutting on the right the roots are placed at the side of the bud, in the one on the left just opposite.

Fig. 57

Fig. 5

PLAAT XXII.

Fig. 59—61. Deze figuren hebben betrekking op een proef met druivestekken, waarbij de knoppen van sommige verwijderd, van andere tijdelijk ingegipst werden; vervolgens zijn de stekken gehalveerd. (Men zie de tekst, Hoofdstuk VII, p. 145—148.)
De fig. 59 en 60 toonen de bovenhelften van stekken; bij die van fig. 60 is de knop van 4 Febr. tot 25 April ingegipst geweest, bij die van fig. 59 was dit niet het geval. Daarna zijn de stekken gehalveerd en met de nieuw gevormde basis in een mengsel van vochtig zand en zaagsel geplaatst. Na verloop van een maand is de wortelvorming nagegaan; er is een opvallend verschil in het type der beworteling.

Fig. 61 toont ter vergelijking eenige knoplooze stekken, uit dezelfde proef. Er zijn zeer weinig wortels gevormd, welke nog sterker het type vertoonen, beschreven bij fig. 58.

PLATE XXII.

Fig. 59—61. These figures refer to an experiment with vine-cuttings in which the buds of some were removed, in others temporally plastered with gypsum, upon which the cuttings were halved. (See the text, Chapter VIII, p. 145—148).
Fig. 59 and 60 represent upper parts of cuttings; in that of fig. 60 the bud was plastered from Febr. 4th to April 25th, in that of fig. 59 this was not the case. Then the cuttings were halved and placed with the newly formed base in a mixture of moist sand and sawdust. The root formation was controlled after a month; there is a considerable difference in the type of root formation.

Fig. 61 shows some budless cuttings from the same experiment for comparison. Very few roots have been formed, and they show still more strongly the type described in fig. 58.

Fig. 59

Fig. 60

Fig. 61

PLAAT XXIII.

Fig. 62, 63 (zoomede de volgende figuren (64—67) hebben betrekking op de (vierde) proef met éénjarige druivestekken. Hierbij werden stekken van twee internodiën gebruikt (met twee knoppen) teneinde de invloed der knoppen en van hun afstand van de basis na te gaan.

Fig. 62 toont twee stekken, waarvan alleen de onderste knop is uitgeloopen; de wortels zijn aan de basis opgehoopt, niet eenzijdig, min of meer samengedrongen in twee groepen, in de sectoren der knoppen.

Fig. 63. Twee stekken, waarvan alleen de bovenste knop is uitgeloopen. Een groot deel van het onderste internodium is rondom bezet met wortels, welke een dichten bos vormen. De zijde van den knop is eenigszins bevoorrecht, vooral bij het rechter exemplaar.

PLATE XXIII.

Fig. 62, 63 (as well as the following figures 64—67) refer to the fourth experiment with one-year-old vine-cuttings. For this experiment cuttings of two internodes were used (with two buds) in order to determine the influence of the buds and of their distance from the base.

Fig. 62 shows two cuttings of which only the lower bud has sprouted; the roots are accumulated at the base, they are not unilateral but more or less compressed into two groups in the sectors of the buds.

Fig. 63. Two cuttings of which only the upper bud has sprouted. A large part of the lower internodium has roots all around which form a dense bundle. The side towards the bud is somewhat favoured particularly in the specimen on the right.

Fig. 62—63

PLAAT XXIV.

Fig. 64, 65. Vier druivestekken van dezelfde proef als die op Pl. XXIII. Type van beworteling in hoofdzaak hetzelfde als bij die van fig. 63.

Fig. 64. Twee stekken, waarvan de onderste knop niet, de bovenste zeer krachtig uitgeloopen is.

Fig. 65. Twee stekken, waarvan de bovenste knop krachtig, de onderste zwak uitgeloopen is.

PLATE XXIV.

Fig. 64, 65. Four vine-cuttings from the same experiment as those on Pl. XXIII. Type of root formation principally the same as in fig. 63.

Fig. 64. Two cuttings of which the lower bud has not sprouted, the upper one very strongly.

Fig. 65. Two cuttings of which the top bud has very strongly sprouted, the lower one weakly.

Fig. 64—65

PLAAT XXV.

Fig. 66, 67. Vier stekken met één knop (van dezelfde proef als op Pl. XXIII).

Fig. 66. Twee stekken, waarvan de knop krachtig uitgeloopen is; hetzelfde type van beworteling als de beide stekken, afgebeeld op fig. 62.

Fig. 67. Twee stekken, waarvan de knop zwak uitgeloopen is; het type van beworteling nadert dat van de tweeknoppige stekken, met uitloopenden bovensten knop (vergelijk b.v. fig. 63 en 65).

PLATE XXV.

Fig. 66, 67. Four cuttings with one bud (from the same experiment as on Pl. XXIII).

Fig. 66. Two cuttings of which the bud has strongly developed; same type of root formation as the two cuttings from fig. 61.

Fig. 67. Two cuttings of which the bud has weakly sprouted; the root formation approaches that of the cuttings with two buds with sprouting upper bud (compare f. i. 62 and 64).

Fig. 66

Fig. 67

MEDEDEELINGEN VAN DE LANDBOUW-
HOOGESCHOOL TE WAGENINGEN (NEDERLAND)

ONDER REDACTIE VAN EEN COMMISSIE
UIT DEN SENAAT
SECRETARIS PROF. DR. G. GRIJNS

DEEL 28
VERHANDELING 2

VERTICILLIUM-WILT OF HERBACEOUS AND WOODY PLANTS

BY

J. H. H. VAN DER MEER

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN

GEDRUKT TER ALGEMEENE LANDSDRUKKERIJ

CONTENTS.

Page.

Introduction 1
Chapter I. — Diagnosis 1
§ 1. External Symptoms 1
§ 2. Internal Symptoms 2
§ 3. Cases of Wilting which may be Confused with Tracheo-Verticilliosis 2
Chapter II. — Pathogenicity 3
§ 1. Natural Infection 3
Place of Infection 3
Mode of Infection 3
Literature 3
Author's Experiments 4
Experiment A 4
Methods 4
Microscopic Examination 5
Experiment B 6
Experiment C 6
Literature Referring to the Formation of Cell Wall Protuberances by other Fungi 7
§ 2. Behaviour of Verticillium within the Host 7
§ 3. Saprophytic Growth and Hibernation of Verticillium in the Soil 11
Literature 11
Author's Experiments 11
Chapter III. — Range of Hosts 14
§ 1. Ornamental Plants and Weeds 14
§ 2. Red Currant, Black Currant and Gooseberry 14
§ 3. Lilac 17
Chapter IV. — Taxonomy 20
§ 1. Literature 20
§ 2. Author's Observations 23
Chapter V. — Verticilliosis of Cherry Trees 29
§ 1. Literature 29
§ 2. Author's Observations 29
External Symptoms 31
Internal Symptoms 32
Branches 32
Trunk 33
Roots 34
Isolation of Verticillium albo-atrum Rke & Berth 35
Methods 35
Presence of Verticillium in the Browned Wood 35

Page.
Study of "Meikers" K from Heteren 37
Study of "Meikers" P II from Elst 37
Morbid Anatomy 43
§ 3. Author's Experiments 44
Inoculations of 1921 44
Methods 44
Results 45
Inoculations of 1922 46
Experiment I 46
Methods 46
Results of the Stem Inoculations 47
Results of the Root Inoculations 47
Experiment II. 48
Methods 48
Results 48
Examination of the Cherry Seedlings of Experiments I and II in 1924 49
§ 4. Sources of Infection in Cherry Orchards 57
§ 5. Verticilliosis of Prunus Mahaleb 58
§ 6. Verticilliosis of Morello 59
§ 7. Other Diseases in Cherry Orchards which may be Confused with Verticillium-Wilt 59
Chapter VI. — Cross-Inoculations 62
§ 1. Literature 62
§ 2. Author's Experiments 62
Stem Cross-Inoculations 62
Methods 62
Results 63
Soil Cross-Inoculations 65
Methods 65
Results 65
Chapter VII. — Ecology 73
§ 1. Drought 73
§ 2. Temperature 73
§ 3. Acidity of the Soil 73
Chapter VIII. — Control 74
§ 1. Preventive Measures 74
§ 2. Cultural Methods 75
§ 3. Sterilisation of the Soil 75
§ 4. Disease-Resistant Varieties 75
Summary 77
Literature Cited 79

VERTICILLIUM-WILT OF HERBACEOUS AND WOODY PLANTS. [1])

INTRODUCTION.

The fungus *Verticillium albo-atrum*, described in 1879 as the cause of the so-called "Kräuselkrankheit" of potato by Reinke & Berthold, has of late drawn the attention of investigators in Europe and America on account of its economic importance as a pathogene of several other plants. The present work is a contribution to the knowledge of the plant diseases caused by this Verticillium and by a related species. Experiments were made to study the exact way in which the fungus penetrates the uninjured roots of the host plant. Pure cultures of Verticillium on sterilized soil were exposed to frost and drought. It has been found that Verticillium attacks a still greater number of cultivated plants than was to be deduced from the earlier literature. In particular much attention has been given to the study of Verticillium-wilt of cherry trees, causing much damage in some orchards. With regard to the relation existing between the Verticillium-species and the affected plants, cross-inoculation experiments have shown that these fungi are little specialized.

CHAPTER I. — DIAGNOSIS.

As the symptoms characterize the diseases in the first place, and as they are such an important factor from a practical point of view, they will be discussed first.

Comparing the descriptions of the symptoms of Verticilliosis in different publications (Whetzel & Rosenbaum: 1912, Klebahn: 1913, Orton: 1914, Pethybridge: 1916*a*, Westerdijk: 1917, Carpenter: 1918, Jagger & Stewart: 1918, Van der Lek: 1918*a*, Bewley: 1920 and 1922, Schoevers: 1922) mutually and with author's observations, the following general characteristics may be given.

§ 1. EXTERNAL SYMPTOMS.

The leaves lose their turgidity and become yellow from the base of the stem upwards. The phenomena often appear unilaterally along the stem and in the leaves. Sometimes the longitudinal halves of the stem are not subject to the affection in the

[1]) A paper on this subject will shortly be published in Dutch in "Tijdschrift over Plantenziekten"

same degree. Often the whole plant is stunted, the upper internodes in particular developing less vigorously. The affected leaves hang down withered along the stem, or soon fall off. This process advances in upward direction, till at last the top begins to die. Often the Verticillium disease results in a premature death (Pl. I, fig. 1).

When the symptoms of the leaves are examined more closely, it is seen that in the very first stage the tissue at the tip or at the edges of the leaf becomes pale green or yellowish green, and somewhat flaccid. Sometimes a red or violet hue appears. The yellow blotches spread, the peripherical tissue dries up and becomes brown. These areas are bordered by a yellow margin. Often the petioles droop, the affected laminae being slightly raised along the midribs.

In sunny weather the plants may wither rapidly, during the night they often recover their turgidity for the time being.

§ 2. INTERNAL SYMPTOMS.

On cutting open the stem, the vascular bundles (the wood in trees and shrubs) are seen to be discoloured yellow or brown. (Pl. I, fig. 2). Microscopic examination shows that the mycelium of Verticillium exclusively spreads through the tracheae and tracheids.

When the fact had been established that fungi may cause vascular diseases, the term of vascularmycoses (Gefäszmykosen) came into use. As Verticillium however only occurs in definite parts of the vascular system, Pethybridge (1916*a*) proposed to substitute the term of "hadromycosis" for the general name of "vascular mycosis". In author's opinion the disease is better defined by the more specific term of "tracheo-mycosis", which was first used by Quanjer (1916), and afterwards adopted by others (Van der Lek: 1918*a*, Wollenweber: 1922).

§ 3. CASES OF WILTING WHICH MAY BE CONFUSED WITH TRACHEO-VERTICILLIOSIS.

As symptoms of wilting also arise through lack of water, the Verticillium disease is often not recognized as such. The premature dying off of plants is generally attributed to prolonged drought. The most characteristic feature of Verticillium-wilt is the frequent restriction of the symptoms to one half of stem or leaf, and the browning of the vascular tissue.

Besides wilting may be due to basal affection, e.g. a "collar rot" of tomato caused by *Verticillium lycopersici* (Pritchard & Porte: 1921). According to Guéguen (1906) the "maladie du

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 1. *Aconitum Napellus* naturally infected with *Verticillium Dahliae*. The stems at the right show the external symptoms of disease. Photographed in the middle of June 1921, Wageningen.

Fig. 2. a. Pieces of a potato tuber naturally infected with Verticillium. Vascular tissue brown.
b. Pieces of a healthy potato tuber.

Fig. 3. Conidiophore of *Verticillium albo-atrum* isolated from potato. $\frac{1}{2} \times 175$.

Fig. 2.

All photographs taken by J. BOEKHORST.

collet" of Aster, caused by *Acrostalagmus* [1]) *Vilmorinii* appears at the base of the stem and is accompanied with an affection of the parenchymatous tissue. In author's opinion this disease is more a foot disease than a tracheo-Verticilliosis. Westerdijk & Van Luyk (1924) state that the same disease in Aster as is mentioned by Guéguen, is probably found in Holland.

Wilting may also be produced by the fungus Fusarium. However, Fusariosis chiefly occurs in hotter regions, whereas Verticillium-wilt is more suited to the cooler climates.

In doubtful cases microscopic examination and cultural methods are necessary for a correct diagnosis (Pl. I, fig. 3).

CHAPTER II.—PATHOGENICITY.

§ 1. NATURAL INFECTION.

According to earlier papers Verticillium enters the plant from the soil through the roots or other underground parts. The problem has, however, not been studied in detail; no mention has been made as yet of the very first beginning of the affection.

Place of Infection.

From the following facts the possibility of a primary underground infection may be derived:

1. The restriction of Verticilliosis to definite field areas (Van Hook: 1904, Klebahn: 1913, Westerdijk: 1917, Van der Lek: 1918*b*, Czarnecki: 1923, and author's observations).

2. The detection of Verticillium or of phenomena caused by it in subterranean parts of the diseased plants (Van Hook: 1904, Klebahn: 1913, Pethybridge: 1916*a*, Whetzel, Rosenbaum, Brann & Mc. Clintock: 1916, Jagger & Stewart: 1918, Weimer: 1923, and author's observations).

3. The possibility of producing Verticillium-wilt artificially by soil and root inoculations (Carpenter: 1918, Van der Lek: 1918*a*, Bewley: 1922, and author's observations).

Mode of Infection.

Literature.

Van Hook (1904) and Whetzel & Rosenbaum (1912) hold the view that in *Panax quinquefolius* ("ginseng") the fungus enters the open vessels of the leaf-and stem scars of the rootstock.

In virtue of the mycelium being strictly confined to the wood vessels, Klebahn (1913) considers it hardly conceivable that mycelium or germ tubes penetrate directly into the healthy tissues, and invade the wood vessels. For the present Klebahn

[1]) Acrostalagmus and Verticillium are identical (p. 20).

thinks it most probable that the fungus penetrates wounded or dead parts of the dahlia tubers.

Whetzel, Rosenbaum, Brann & Mc. Clintock (1916) state that the fungus threads penetrate the healthy root of "ginseng".

According to Carpenter (1918) successful soil inoculations have been made by allowing the seed of *Abelmoschus esculentus* (okra) to develop in soil infected with Verticillium (okra) and (potato). [1]) This experiment indicates that intact roots are subject to attack.

Van der Lek (1918*b*) observed that root inoculations made with great care not to injure the root-system, induced the symptoms of the disease, and that the fungus could be traced to the finest root-ramifications. This author concludes that Verticillium can attack the uninjured roots, and supposes that the points where the lateral roots break through the parenchymatous tissue are one of the places where the fungus enters the host.

Bewley (1922) placed tomato seedlings cultivated under sterile conditions into Erlenmeyer flasks containing nutrient medium. This was inoculated with Verticillium (tomato) five days later. "The fungus readily attacked the young roots, which it penetrated and passing into the wood, caused the seedlings to wilt". The plants withered ± 9 days after the inoculation, whereas the controls were quite healthy after 20 days. On the strength of this experiment the author thinks himself justified in assuming that Verticillium can infect healthy tomatoes in the absence of wounds.

Pötschke (1923) on the other hand is of opinion that the fungus enters the horse radish through wounds.

Author's Experiments.

In order to study the exact way in which Verticillium penetrates non-wounded roots, a sterile-water spore suspension of a pure culture of *Verticillium albo-atrum* (potato) was applied to the roots of cucumber plants and to potato sprouts cultivated under sterile conditions.

Experiment A.

Methods. 1. Cucumber-seeds disinfected in mercuric chloride 2‰ for 2½ minutes, then washed in sterile water, were placed in:

a. Test-tubes with pumice and distilled water.

b. Large tubes with a plug of filter paper and distilled water.

c. Large tubes with a plug of filter paper and Knop's solution. [2])

[1]) For simplicity's sake the name of the original host plant has been placed between brackets behind that of the fungus.

[2]) Giltay, E. 1900. Plantenleven I, p. 47—48, publ. J. B. Wolters, Groningen.

Fig. 1. Microphotograph of a longitudinal section of a potato root with penetrating mycelium of *Verticillium albo-atrum* (potato). × ± 600.

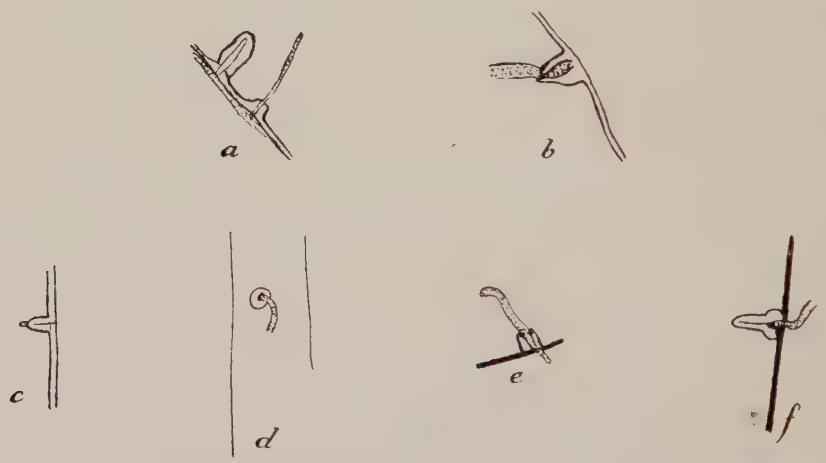


Fig. 2. Penetrating mycelium of *Verticillium albo-atrum* (potato) piercing the cell walls of roots of cucumber (a and b) and of potato (c, d, e and f). × 700.

The tubes were kept in the laboratory at a temperature of 15—20° C. After 3—4 days the seeds began to germinate. Three days later the rootlets were a few cm. long. Tubes showing contamination were removed. A spore-suspension of *Verticillium albo-atrum* (potato) was poured over the sterile plants. Two weeks after the inoculation the condition was as follows:

a. Macroscopically no discolouration was to be seen at the roots.

b. Three roots, densely overgrown with the fungus, showed a brown colour.

c. Verticillium grew abundantly over the filter paper and the roots; these were slightly brown.

Two and three weeks after the inoculation the rootlets were collected in tubes with alcohol. Longitudinal hand sections were made and stained with Bleu coton. [1])

2. A small healthy potato tuber of the variety "Eigenheimer" was thoroughly cleaned by careful scrubbing with soap and water, disinfected in mercuric chloride 2‰ for 1—1½ hours, and finally rinsed in water. It was put in a large sterile tube with a plug of cotton-wool and water. After a month many roots had been formed, over which a spore-suspension of *Verticillium albo-atrum* (potato) was poured. Three weeks later most of the roots had small, brown spots. They were fixed in stock chromo-acetic solution. The longitudinal sections prepared with the microtome were stained with Flemming's triple stain or safranin with light green.

Microscopic Examination. It could be observed in the hand sections of the cucumber roots (*a*, *b*, and *c*) and in the microtome sections of the potato roots that Verticillium had penetrated the intact rootlets either through the epidermal cells or through the root-hairs. When the hyphae advancing through the root cells met with a cell wall, often a conic protuberance with a very fine channel had developed in opposite direction (Pl. II). Very long cones may extend over two thirds of the breadth of a cell. Sometimes a wall had been exposed to the fungus attack to such an extent that a group of smaller or larger protuberances and cones were found. In unstained sections the swollen portions of the walls had a yellow colour. By staining with safranin and light green the thickened walls and cones just like the wood vessels became red, the non-affected cellulose walls green.

Finally the hyphae penetrate the excrescences, and pierce the light-coloured top of the cones (Pl. II, fig. 2). Afterwards these

---

[1]) Klebahn, H. 1910. Krankheiten des Selleries, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, **20** : 23.

protuberances seem to disappear for the greater part, remnants of them may still be observed.

At last Verticillium reaches the young wood vessels. The mycelium filaments push their way through the thin parts of the annular and spiral tracheal tubes. Once a cone-shaped protuberance was observed within a wood vessel.

Experiment B. In order to study the progress of the penetration into the roots during the first week after inoculation, the following experiment was made.

"Eigenheimer" tubers treated as in experiment A 2 were placed in large tubes with pumice and distilled water. At a temperature of ± 20° C in the incubator so many roots had developed after 17 days that the inoculation with a spore-suspension of *Verticillium albo-atrum* (potato) could be performed in seven tubes. Fixing of the roots in chromo-acetic solution took place 1, 2, 3, 4, 5, 6, and 7 days after the inoculation. Longitudinal microtome sections were stained with safranin and light green. The results were as follows:

After 1 day: where the germ-tube touched the epidermis, the cell wall was thickened and stained red with safranin.

After 2 days: the germ-tube had pierced the epidermis wall, and crossing the epidermal cell, it had reached the second wall.

After 3 days: the second wall had cone-shaped protuberances.

After 4 days: the swelling of the second cell wall was pierced.

After 6 days: the third cell wall bore protuberances.

A tuber treated in the same way was planted three weeks after inoculation in sterilized soil. The growing plant showed Verticillium-wilt very clearly, the fungus was re-isolated. The set of "Eigenheimer" tubers was not naturally infected, as the control plant remained healthy.

Experiment C. The same way of penetration as described above may be observed in soil inoculations.

Cucumber plants raised from seed in soil artificially infected with *Verticillium albo-atrum* (potato) showed the disease when ± 6 weeks old. The root-system exhibited some yellowish brown spots after being washed in water. It seemed unlikely that this slight affection should clog the water-supply. In longitudinal sections of yellow parts of the roots thickened cell walls with protuberances could be detected.

The natural way of infection seems actually to take place in the same way as was shown for plants cultivated under sterile conditions in tubes.

Literature Referring to the Formation of Cell Wall Protuberances by other Fungi.

Finally it deserves to be mentioned that the formation and piercing of conic cell wall protuberances by fungi has been described by:

De Bary (1870) for Erysipheae when forming haustoria,

Smith (1900) for Erysipheae when forming haustoria,

Ducomet (1908) for *Vermicularia varians:* knobs with callose reaction,

Gregory (1915) for *Plasmopara viticola* when forming haustoria,

Dastur (1920) for Ustilago Sacchari Rabenh. when penetrating scale hairs of eye-buds,

Stevens (1922) for Helminthosporium when penetrating wheat: "a callus-like structure".

Perennial plants, e. g. potato, may be infected in two ways:

a. the mycelium penetrates the roots,

b. the mycelium hibernating in the wood vessels of underground parts of the plant, grows up into the developing stems.

§ 2. BEHAVIOUR OF VERTICILLIUM WITHIN THE HOST.

So far the means by which the fungus enters the plant have been sketched. The next point of interest is the consideration of the channels of transport within the plant.

Verticillium grows from the wood vessels of the roots or other subterranean parts through the tracheae and tracheids of stem or trunk in upward direction, penetrates the wood vessels of lateral stems or branches, and spreads through the vessels of the petiole into the network of veins. Klebahn (1913) found mycelium in dahlia leaves even in bundles which contained only 4 or 5 narrow vessels.

In cases of natural infection the fungus gradually permeates the whole vascular system from the base upwards, calling forth successively the well-known symptoms in the foliage, and causing a browning of the affected wood.

Stem inoculations show the phenomena particularly above the point of inoculation, i.e. in the direction of the transpiration current. A downward growth of the mycelium is, however, not excluded.

Spieckermann (1913) states that Verticillium inserted into stem-wounds of potato, is found back in the tubers only when very young plants are inoculated.

According to observations by Van der Lek (1918*a*) on various cucumber plants, inoculated at a third or half the height of the

stem, the phenomena first appeared above the point of inoculation, and the fungus grew only slowly downward.

Author's observations: after inserting Verticillium into some stems of Lupinus polyphyllus and Phlox decussata, the disease appeared not only in the inoculated but also in the non-inoculated stems. This indicates that the mycelium travelled through the wood vessels of the rhizome (p. 63 and 64).

As soon as affected parts of the plant die off, the fungus leaves the vessels and penetrates the parenchymatous tissue. Resting mycelium is formed internally, and conidiophores appear externally when the atmosphere is moist (Whetzel & Rosenbaum: 1912, Klebahn: 1913, Orton: 1914, Pethybridge: 1916*b*, Van der Lek: 1918, Bewley: 1920 and 1922). In pieces of diseased potato-stem kept in moist condition for twelve days, and showing a beginning of rotting, Pethybridge (1916*a*) observed microscopically that the mycelium had spread from the vessels into the surrounding tissues, which were coloured black by the resting stage of the fungus.

In microscopical sections of the affected woody tissue the author generally observed a discolouring of the wood vessel walls from yellow to brown (also Van Hook: 1904, Van der Lek: 1918*a*), Bewley: 1922), often formation of thyloses (also Westerdijk: 1917, Van der Lek: 1918*a*, Pötschke: 1923), and sometimes the presence of a gum-like substance (also Westerdijk: 1917, Bewley: 1922, Pötschke: 1923). The fungus may form spores within the cavities of the vessels (Rankin: 1914, Pethybridge: 1916*a*, author's observations).

In longitudinal sections the hyphae are seen to run chiefly lengthwise, sometimes cross-wise or obliquely, and frequently close along the vessel walls, the round or oval cross-sections of the fungus filaments being particularly numerous in transverse sections (Klebahn: 1913, Van der Lek: 1918*a*, author's observations). Here and there the hyphae pierce the unthickened part of the vessel wall, and invade adjoining wood vessels (Klebahn: 1913, author's observations).

Stem inoculations tend to support the view that the growth of the fungus is chiefly confined to the longitudinal direction. The first symptoms of disease always appear vertically above the wound. In *Phlox decussata* e.g. the leaves vertically above the inoculation incision became entirely yellow and limp, whereas those placed crosswise showed the symptoms only in the parts directed towards the place of insertion of the mycelium (p. 63).

The fact that the fungus is strictly confined to the wood vessels,

and grows principally in longitudinal direction, explains the typical phenomena of uni-lateral stem-and leaf affection.

Finally it remains to give an explanation of the phenomena of wilting.

In numerous publications the view is advocated that the mycelium blocks the water-supply by choking the wood vessels (Aderhold: 1907, Whetzel & Rosenbaum: 1912, Spieckermann: 1913, Pethybridge: 1916*b*, Carpenter: 1918). In this connection Czarnecki: 1923 points to the formation of gum in the wood vessels of apricot.

Van Hook (1904) writes: "The wilting may not be entirely due to the complete stoppage of the vessels, but the presence of the fungus certainly interferes with the physiological activity, so that the functions are not properly carried on".

Klebahn (1913) and Van der Lek (1918*a*) closely examined leaves of Verticillium-diseased plants (dahlia and cucumber), and they both arrived at the conclusion that in spite of the presence of mycelium in the vascular system of a leaf (in petiole or veins) its turgidity is perfectly preserved. On such parts of the leaves Klebahn found normal mesophyll, on withered parts on the other hand he found the whole tissue permeated with mycelium and the cells shrivelled. Van der Lek, too, states that not until the leaf itself is invaded, do the symptoms begin to develop.

The inability of Verticillium to penetrate from the wood vessels into the adjoining protoplasm-containing cells, leads Klebahn to adopt the view that the fungus lives as a saprophyte within the living dahlia plants. It would feed on the solution of mineral salts, and possibly on glucose or inuline which may be present in the wood vessels. Klebahn writes further: "Später tritt jener bemerkenswerte Wechsel im Verhalten des Mycels ein, der sich in dem Vordringen der Hyphen in die umgebenden Gewebe kundgibt". He is of opinion that a weakening of the cells of the host rather than a strengthening of the mycelium will be the decisive factor. Klebahn considers it possible that poisonous secretion products of the fungus, carried to the leaf-cells with the transpiration current, would kill or weaken them, but such an action could not have escaped observation in earlier stages on account of a checked growth. Until something like this has been observed, the most plausible explanation is that retardation of the water-supply through stoppage of the vessels with mycelium leads to a diminution of the vital energy of the cells, which enables the fungus to overcome them. Though only occasionally accumulation of mycelium almost chokes up the vessels, the experience that wilting

takes chiefly place in sunny weather, speaks according to Klebahn undoubtedly in favour of the influence of clogged water-supply.

Van der Lek, on the other hand, entirely rejects the stoppage theory: it cannot be reconciled to his observation that a cucumber leaf does not show any loss of turgidity in spite of the presence of mycelium in the petiole. This author does not consider Verticillium a saprophyte for the following reasons:

1. the fungus can penetrate a healthy plant (according to him: 1918*b* no wounds are required for infection),
2. the browning of the vessel walls suggests an attack by secretion of substances,
3. the hyphae pierce the walls of the wood vessels,
4. the fungus may cause the formation of thyloses.

Van der Lek sees Verticilliosis more in the light of a leaf-disease, an affection of the leaf-parenchyma, the fungus penetrating the leaf internally through roots and stems. In his publication of 1918*b* Van der Lek attributes the phenomena of wilting partly to an affection of the root-system.

Bewley (1922) draws attention to enzymatic action. Tomato seedlings cut off under water and placed in 3 × diluted filtrate of a culture liquid in which Verticillium (tomato) had been grown for 30 days, exhibited wilting after 42 minutes. When the filtrate had been previously heated for five minutes at 100° C, the symptoms appeared only in a slight degree. A similar experiment was made with the aqueous solution of the precipitate formed by treating the filtrate with absolute alcohol. The same results were obtained. The extract of finely ground mycelium was tested for the presence of an endo-enzyme capable of producing wilt, but without success. According to Bewley the results of further experiments appear to warrant the assumption that under certain conditions a definite exo-enzyme is produced by Verticillium (tomato) capable of producing wilt. "Such an enzyme may act directly in virtue of its function as an enzyme, or indirectly by reason of its gum-producing powers".

That the stoppage theory should completely account for the wilting phenomena, does not seem probable to the author. It is possible that the mycelium, by blocking the wood vessels and by consuming water for its own growth, will somewhat retard the transpiration stream of the host. Undoubtedly an important factor for the wilting is the poisoning action of the fungus. The points of infection of the root-system are, according to author's observation, too insignificant to exert any influence on the water-supply of the plant.

§ 3. SAPROPHYTIC GROWTH AND HIBERNATION OF VERTICILLIUM IN THE SOIL.

The facts that Verticillium usually infects the plants by penetrating their roots, and that the fungus can easily be cultivated on a number of artificial media, are an indication pointing to a saprophytic life of Verticillium in the soil.

Literature.

The isolation of the fungus from soil was described by Dale and by Bewley.

As the description and the accompanying drawing of *Verticillium albo-atrum* (Rke & Berth.) isolated by Dale (1912) from light, sandy soil do not represent the typical characteristics of the said fungus in every recpect, and as no inoculation experiments prove its virulence, there is still some uncertainty about its identity.

Bewley (1920 and 1922) detected *Verticillium albo-atrum* in pieces of plant remains unearthed from tomato nursery soils, after the crop had been removed.

Klebahn (1913), Pethybridge (1916*b*) Van der Lek (1918*a*), Bewley (1922) embrace the view that Verticillium hibernates in the soil as resting mycelium, found in vegetable refuse and evidently able to resist unfavourable conditions.

Author's Experiments.

Pure cultures of Verticillium were made in test-tubes with three different kinds of soil (sand, clay, and a mixture of leaf-mould and sand) by pouring a spore-suspension over the culture medium. At a temperature of $\pm$ 21° C mycelium developed already after three days.

Pure cultures of:

Verticillium (cherry): 3 strains of different origin,
„ (tomato) (*Vert. albo-atrum:* cf. p. 26),
„ (cucumber),
„ (potato) (*Vert. Dahliae:* cf. p. 26),
„ (Prunus Mahaleb)

on the three kinds of soil mentioned were placed on October 7 and 18, 1921 in a box facing the east, the door consisting of open trelliswork, so as to give free passage to the air. The winter of 1921—1922 was characterized by severe cold, as appears from Table I. The daily temperatures were recorded inside the box by a self-registering maximum and minimum thermometer of Richard.

TABLE I. — *Periods of frost between October 18, 1921 and May 1, 1922.*

Night-frosts.	Periods of frost longer than 24 hours.	Minimum temperatures of the frost periods.
Nov. 9, 10, 11, 24, 25, and 26	Nov. 27—Dec. 6	— 12° C
Dec. 13 and 26	Jan. 6—Jan. 8	— 7,5° C
Jan. 5, 13, 14, 19, 20, and 29	Jan. 15—Jan. 16	— 4,5° C
Febr. 15	Jan. 23—Jan. 28	— 12° C
March 21, 22, 23, 24, 30, and 31	Febr. 4—Febr. 13	— 10,5° C
April 1, 2, and 7		

Pretty soon after the first great fall of temperature to — 12° C Dec. 5, 1921 ten of the cultures (on clay and on sand + leaf-mould) were transferred to cherry agar slants, after having been put successively at places of higher and higher temperature. On Dec. 7 mycelium growth could be observed on all the transferred soil fragments. Five other cultures on sand were examined in a similar way Dec. 21 with the same results.

On Jan. 3, 1922 all the tubes were placed out of doors again, and were not brought back into the laboratory until May 5, 1922. Hence the cultures were exposed to frost for 26 periods of twenty-four hours and 22 nights, the minimum temperature of — 12° C having been reached twice. They were transferred to cherry agar plates May 6, 1922, and already two days later Verticillium growth could be observed. The fungi had kept alive in all the culture media. Pl. III, fig. 1 shows such a transferred Verticillium (cucumber: sand + leaf-mould) after four days.

Stem inoculations with these transferred cultures had positive results (Table II).

The original cultures on the soil media were for the greater part preserved in the laboratory. It is self-evident that the culture media had become perfectly dry Sept. and Oct. 1923. Transference to cherry agar slants proved that Verticillium (potato), V.(Prunus Mahaleb) and V. (cherry) were still alive on the three different kinds of soil and that Verticillium (cucumber) was still alive on clay.

It may be concluded from the experiments described that Verticillium is able to live saprophytically on sand, clay and a mixture of leaf-mould and sand, that in these kinds of soil it can resist frost and drought, and that it is still virulent after 26 natural days and 22 nights of frost.

It was already pointed out on p. 7 that in perennial plants Verticillium can hibernate in the surviving organs.

TABLE II — *Stem inoculations with pure cultures of Verticillium kept over the winter months, 1922.*

Pure cultures of Verticillium isolated from and transferred to:	Inoculated plants	Date of inoculation	No. of inoculated stems	Results	First symptoms appeared:	Re-isolation of Verticillium	Controls
Cucumis sativus: clay	*Cucumis sativus*	June 22	2	+ 2	July 18	+	
Solanum Lycopersicum: sand + leaf-mould	„ „	June 22	2	+ 2	July 18	+	
Cherry variety "Eysdensche kers": sand + leaf-mould	„ „	June 22	2	+ 2	July 18		
Prunus Mahaleb: clay	*Aconitum Napellus*	May 22	1	+ 1	June 7	+ July 25	
Prunus Mahaleb: clay	*Lupinus polyphyllus*	May 22	1	+ 1	June 13	+ „ 25	
Solanum Lycopersicum: sand + leaf-mould	*Phlox decussata*	June 7	2	+ 2	July 3	+ „ 26	
Cherry variety "Meikers": sand	Cherry seedlings one year old	June 26	2	+ 1	July 11		
Cherry variety "Eysdensche kers": sand + leaf-mould	„ „ „ „ „	June 26	2	+ 1	July 11	+	Healthy
Cherry variety "Bieskers": sand + leaf-mould	„ „ „ „ „	June 26	2	+ 1	July 11		
Cucumis sativus: clay	„ „ „ „ „	June 26	2	—			
Prunus Mahaleb: sand + leaf-mould	„ „ „ „ „	June 24	2	+ 1 ?	July 24		
Solanum Lycopersicum: sand + leaf-mould	*Solanum tuberosum*	May 29	2	+ 2	June 22		
Solanum Lycopersicum: sand + leaf-mould	*Solanum Lycopersicum*	May 31	2	+ 2	June 29	+ Sept. 14	
Cucumis sativus: sand	„ „	May 31	2	+ 2			
Cherry variety "Meikers": clay	„ „	May 31	2	+ 2	June 29		

CHAPTER III. RANGE OF HOSTS.

The hosts of Verticillium are not restricted to small, systematic groups, but are scattered among numerous families and orders both of the Choripetalae and of the Sympetalae of the large class of Dicotyledons (Table III).

§ 1. ORNAMENTAL PLANTS AND WEEDS.

By far the greater number of hosts was found in gardens of private houses and of laboratories situated on the "Wageningsche Berg". The soil of this hill consists of sand. For many successive years potatoes have been grown on it. In the still remaining potato fields Verticillium-wilt is of frequent occurrence, which fact accounts for its prevalence in the gardens.

For the greater part ornamental plants, both annual, perennial and woody, showed the symptoms of Verticilliosis in June, July, and Aug. Also some weeds were attacked by the disease. Verticillium was isolated from the following hosts, most of which are new:

Papaver Rhoeas L., *Eschscholzia californica* Cham., *Phlox Drummondii* Hook, *Aster chinensis* L., *Aconitum Napellus* L. (Pl. I, fig. 1), *Papaver orientale* L., *Malva Alcea* L. (cultivated), *Lupinus polyphyllus* Lindl., (also spontaneous seedlings), *Phlox decussata* Hort., *Antirrhinum majus* L. (new for Holland), *Monarda didyma* L., *Campanula macrantha* Fisch, *Dahlia variabilis* Desf., (new for Holland), *Gnaphalium margaritaceum* L., *Chrysanthemum indicum* Cass., *Rhus typhina* L. (mentioned by Westerdijk & Van Luyk: 1924), *Ribes sanguineum* Pursh, var. *Lombartii, Prunus Cerasus austera* Ehrh., *Daphne Mezereum* L., *Syringa vulgaris* L. (Pl. III, fig. 2), *Sambucus racemosa* L.,

the weeds: *Urtica urens* L., *Erigeron canadensis* L., *Senecio vulgaris* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., besides *Chenopodium album* L., and *Solanum nigrum* L., wilting on artificially infected plots of sandy soil lying near the "Wageningsche Berg".

§ 2. RED CURRANT, BLACK CURRANT AND GOOSEBERRY.

In the north-eastern part of the province of Noord-Holland near the villages of Bangert and Blokker a centre of currant culture is found. Among the varieties of *Ribes rubrum* L. cultivated there: "Hoornsche Roode" and "Fay's Prolefic" the so-called "Bangert" disease occurs. Besides by symptoms of Verticilliosis, it is often characterized by the phenomenon of dropsy ("oedema"). The diseased trunks and branches show a lengthwise slitting of the cortex, through which a spongy, watery tissue exudes. The wood of the affected branches has partially a bluish colour. On microscopic examination mycelium was observed in the wood vessels on

TABLE IIIa. — *Distribution of Verticillium-wilt among the Dicotyledons.*

Sub-class I	Groups	Orders	Families	Genera and Species	Literature
Choripetalae.	Monochlamydeae	Urticales	Ulmaceae	*Ulmus* spec.: after inoc. with Vert. (tomato)	Bewley (1920).
			Urticaceae	*Urtica urens* L.	P. 14 and 26
		Centrospermae	Chenopodiaceae	*Beta vulgaris* L.	Westerdijk (1917) and p. 29
				Chenopodium album L.	P. 14 and 26
	Dialypetaleae	Polycarpicae	Berberidaceae	*Berberis Thunbergii* D C.	Jagger & Stewart (1918)
			Ranunculaceae	*Aconitum Napellus* L.	P. 14 and 26
		Rhoeadales	Papaveraceae	*Papaver Rhoeas* L.	P. 14 and 26
				Papaver orientale L.	P. 14 and 26
				Eschscholzia californica Cham.	P. 14 and 26
			Cruciferae	*Cochlearia Armoracia* L.	Pötschke (1923)
		Columniferae	Malvaceae	*Gossypium herbaceum* L.	Carpenter (1914, 1918)
				Abelmoschus esculentus (L.) Meij.	Wollenweber (1913a), Carpenter (1918)
				Abutilon sp. (weed)	Carpenter (1914, 1918)
				Malva Alcea L.	P. 14 and 26
		Terebinthales	Anacardiaceae	*Rhus Cotinus* L.	Westerdijk & Van Luyk (1924)
				Rhus glabra L.	
				Rhus typhina L.	Westerdijk & Van Luyk (1924) and p. 14 and 26
			Aceraceae	*Acer* sp.	Rankin (1914), Zimm (1918)
				„ *rubrum* L.	Jagger & Stewart (1918)
				„ *saccharum* Marsh.	
				„ *saccharinum* L.	Colley (1924)
				„ *platanoides* L.	
				„ *platanoides* L.	
				„ *rubrum* L.	Zimm (1918)
				„ *saccharum* Marsh. (Artificially inoculated)	
				Acer negundo L.	Anonymous (1924)
		Rhamnales	Vitaceae	*Ampelopsis Veitchii* Hort.	Van der Lek (1918b)
		Rosales	Saxifragaceae	*Ribes Grossularia* L.	Aderhold (1907) and p. 16 and 26
				„ *rubrum* L.	Aderhold (1907), Van der Lek (1918b) and p. 14 and 26
				„ *sanguineum* Pursh var. Lombartii	P. 14 and 26
				Ribes nigrum L.	P. 16 and 26
			Rosaceae	*Prunus Persica* Zucc.	Haenseler (1922)
				„ *Armeniaca* L.	Czarnecki (1923)
				„ *Cerasus acida* Ehrh.	Van der Lek (1918a) and p. 29
				Cherry-var. "Meikers", "Bieskers", "Eysdensche kers", "Spaansche kers", "Hedelfinger Riesen"	P. 26 and 31
				Prunus Cerasus austera Ehrh. (morello)	P. 14, 29 and 59
				Prunus Mahaleb L.	P. 58
				Rubus occidentalis L.	Lawrence (1912), Berkeley & Jackson (1924), Hockey (1924)
				Rubus strigosus Michx.	Berkeley & Jackson (1924)
			Papilionaceae	*Lathyrus odoratus* L.	Bewley (1922)
				Lupinus sp.	Wollenweber (1922)
				„ *polyphyllus* Lindl.	P. 14 and 26
		Myrtales	Thymelaeaceae	*Daphne Mezereum* L.	P. 14 and 26
		Umbelliflorae	Araliaceae	*Panax quinquefolius* L.	Van Hook (1904), Whetzel & Rosenbaum (1912)
				Aralia cordata Thunb.	Weimer (1923)
				Amygdalus communis L.	Czarnecki (1923)

TABLE IIIb.

Sub-class II	Orders	Families	Genera and Species	Literature
Sympetalae.	Tubiflorae	Polemoniaceae	*Phlox decussata* Hort.	P. 14 and 26
			Phlox Drummondii Hook.	P. 14 and 26
		Solanaceae	*Capsicum frutescens* Willd.	Wollenweber (1922)
			Solanum tuberosum L.	Reinke & Berthold (1879) Spieckermann (1910, 1913) Wollenweber (1913a) Orton (1914) Pethybridge (1916) P. 26 and 29
			Solanum melongena L.	Wollenweber (1913a) Carpenter (1918) Jagger & Stewart (1918) Haenseler (1923) Van der Lek (1918b)
			Solanum Lycopersicum Trn.	Bewley (1920) Schoevers (1922) P. 26 and 29
			Solanum carolinense L. „ *rostratum* Dunal. „ *integrifolium* Poir. „ *torvum* Sw. „ *eleagnifolium* Cav. „ *marginatum* L. „ *pyraconthum* Jacq. *Lycopersicum esculentum* Mill. „ *pimpinellifolium* Dunal.	Jagger & Stewart (1918)
			Solanum nigrum L.	P. 14 and 26
			Physalis Alkekengi L.	Wollenweber (1922)
		Scrophulariaceae	*Antirrhinum* sp.	Brown (1914), Carpenter (1918)
			„ *majus* L.	P. 14 and 26
		Labiatae	*Monarda didyma* L.	P. 14 and 26
	Ligustrales	Oleaceae	*Syringa vulgaris* L.	P. 17 and 26
	Rubiales	Caprifoliaceae	*Sambucus racemosa* L.	P. 14 and 26
	Synandrae	Cucurbitaceae	*Citrullus vulgaris* Schrad.	Wollenweber (1922)
			Cucumis Melo L.	Van der Lek (1918a) and p. 2
			„ *sativus* L.	Lindfors (1917) Van der Lek (1918a) and p. 2
		Campanulaceae	*Campanula macrantha* Fisch.	P. 14 and 26
		Compositae	*Aster chinensis* L.	P. 14 and 26
			Chrysanthemum indicum Cass.	P. 14 and 26
			„ *Leucanthemum* L.	P. 14 and 26
			Dahlia variabilis Desf.	Klebahn (1913) and p. 14 and 2
			Erigeron canadensis L.	P. 14 and 26
			Gnaphalium margaritaceum L.	P. 14 and 26
			Senecio vulgaris L.	P. 14 and 26
			Tragopogon porrifolius L.	Jagger & Stewart (1918)
			Xanthium sp. (weed)	Carpenter (1914, 1918)

the same side where the oedema was found. Verticillium was isolated from both currant varieties.

In an orchard where the currants suffered much from the "Bangert" disease, the symptoms of Verticilliosis also occurred in gooseberries (*Ribes Grossularia* L.) and black currants (*Ribes nigrum* L.). In both cases Verticillium was obtained by cultural methods.

The "Bangert" disease was also met with among currants in a garden in the "Westland". Previously potatoes had been grown there, and probably the soil had got infected with Verticillium in this way.

On July 29, 1922 three currant-bushes were used for inoculation experiment. [1]) A pure culture of Verticillium (*Ribes rubrum*) was inserted into six branches of two bushes, precautions being taken to prevent contamination by other micro-organisms. Three branches of the third bush serving for control were treated in a similar way with sterile cherry agar.

On September 22, 1922 the three inoculated branches of one of the bushes showed partially yellowing leaves up to the very tops, in contrast with the green foliage of non-inoculated branch and control bush. The second inoculated bush gave the same positive results, though the symptoms were less pronounced.

On October 11, '22 dropsy was observed in four of the inoculated branches, this phenomenon not being detected in the untreated and control branches. Two of these branches belonging to different bushes, were examined:

a. showing oedema on one side over a distance of 10 cm., in the middle of the diseased spot some buds had died off.

b. showing oedema at the lower side of three one-year-old lateral branches, which were almost defoliated. The topmost of these branches was about 13 cm. above the point of inoculation.

The microscope revealed the presence of mycelium in the vessels of the yellow wood adjoining the abnormal cortex. Both from the wood of branch *a* and from that of one of the branches *b* Verticillium was obtained after two days.

In the description of Verticillium-wilt ("Trombose") of currant and gooseberry Aderhold (1907) also mentions the phenomenon of dropsy. This author succeeded in producing oedema artificially in pieces of currant branches put in water, by inoculating the cut surface with Verticillium.

§ 3. LILAC.

In the first half of July of the year 1922 some lilacs (*Syringa vulgaris* L.) in the garden of the Institute of Plant Diseases on the "Wageningsche Berg" showed morbid phenomena which closely resembled the outward effects of Verticilliosis. The rough diagnosis proved to be correct: within four days Verticillium was isolated from the wood of a few diseased branches.

In the course of the summer new victims fell a prey to the disease, both among the seedlings and the budded shrubs, among the white and the blue lilacs. Very striking was the one-sided affection of shrub, branch, and leaf, characteristic the light green disco-

[1]) Author here expresses her cordial thanks to the Inspector of the Phytopathological Service for his kindness in supplying her with some currant-bushes.

louration of the leaves, beginning at the periphery and accompanied with loss of turgor and glossiness (Dutch name of the disease "melkglans" (melk = milk, glans = glossiness). The affected leaf parts of some blue lilacs later assumed a purple hue. The limp, pale green laminae sometimes drooped with bent stalks. Characteristic was also the premature dropping of the affected leaves, advancing like the process of discolouration from the bases towards the tops of the branches. As a rule the leaves at the tops, often with quite shrivelled margins overgrown with Dematiaceae, remained hanging on the plant for a long time.

The lilac of Pl. III, fig. 2*b* was almost quite defoliated Aug. 5, 1922, only two of the branches bearing a few wilted leaves at their tops. Round the stem a number of suckers had developed. On Aug. 16, '22 this lilac was unearthed. No trace of wood discolouring was observed in the one-year-old shoots, ± 50 cm. long. Cross-sections of stem and branches showed that often for some distance below the frequent scars of cut-off branches wood and cortex were of a greyish brown, the annual rings being narrow. It was obvious that these locally mortified parts were to be considered as quite independent of the Verticilliosis: accordingly only secondary fungi were isolated from the greyish brown wood. The wood formed in 1922 was somewhat browned, but the difference of colour with the evidently healthy wood was very small after all. Verticillium was obtained from stalk, midrib, lateral ribs, and veins of diseased leaves, from the wood of one-year-old shoots, of more than one-year-old branches, and of the trunk. The fungus chiefly appeared from the spring wood vessels of annual ring 1922, sometimes (in the trunk and in one of the branches) also from the vessels formed in the beginning of 1921. In accordance with these observations mycelium could be demonstrated by the miscroscope only in the very youngest annual ring. The wood vessel walls were light yellow, sometimes a drop or a larger quantity of gum was found within the vessels. Besides conidiophores and conidia partly germinated were detected within the cavity of a vessel.

The lilacs most of which had been planted in 1921, were probably naturally infected on the ground in question in 1921 and 1922.

In Jan. 1923 many of the bushes marked as diseased distinguished themselves from the not labelled ones by their thinner shoots with smaller buds, sometimes dying off at the tops.

Inoculation experiments made on May 24, 1923 had positive results. A pure culture of Verticillium (lilac) was inserted into the stems of six lilacs, the plants growing in pots with boiled soil.

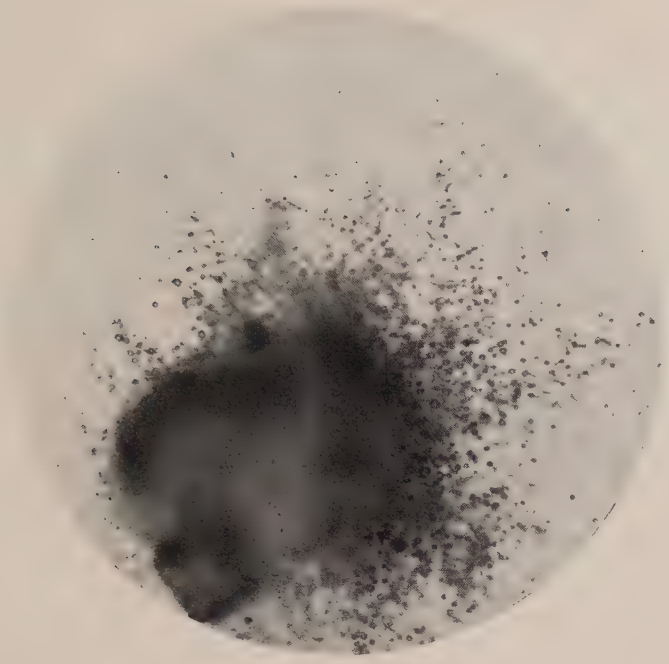


Fig. 1. A pure culture of *Verticillium albo-atrum* (cucumber) on sand + leaf-mould kept over the winter months and transferred May 6, 1922 to a cherry agar plate. Photographed May 10, 1922. × 45.

Fig. 2. Lilacs:
a. healthy,
b. naturally infected with *Verticillium Dahliae*. Photographed July 26, 1922, Wageningen.

On Aug. 8, '23 three of the plants showed the symptoms of disease. Verticillium was re-isolated from two of them.

Finally Verticillium-wilt was observed in a centre of lilac culture at Aalsmeer. In October 1922 the disease was identified in a couple of nurseries by the recognition of the symptoms and by isolation of Verticillium from the affected one-year-old shoots. Among nursery-men the disease appearing in the middle of July and often limited to definite areas, had been known for years by the name of "melkglans". In October a few of the diseased shrubs were already dead on one side. Though the number of affected shrubs was not particularly large, it is necessary to call attention to the Verticilliosis of lilacs, since a spread of this disease would certainly cause great damage.

A nursery-man at Aalsmeer was so kind as to force some lilacs marked as diseased in October. On March 7, 1923 he sent to Wageningen a number of "forced" lilac branches from:

a. a healthy plant,
b. a badly diseased one,
c. a less seriously affected one,
d. a dead plant.

The results of the isolations of Verticillium were negative for the first group, positive for the three others.

The Verticillium-diseased branches were thin, and bore short clusters. Sometimes they had not budded or were dead.

The diameter of the highest branch internode was for:

3	branches of	*a*:	0,4—0,45 cm.
10	„	„ *b*:	average 0,33 cm.
8	„	„ *c*:	„ 0,33 cm.

The flower clusters stand as a rule in couples at the top of the branches. A comparison of the length of the clusters yielded:

3	branches of	*a*:	each with	2	flower-clusters of		18—20 cm.
10	„	*b*:	5	„ 2	„	„	average	13 and 16 cm.
			2	„ 1	„	„		10 cm.
			1	„ 3	„	„	average	14 cm.
			2	„ 4	„	„	„	13 cm.
8	„	*c*:	5	„ 2	„	„	„	17 cm.
			1	„ 1	„	„	„	11 cm.
			1	„ 3	„	„	„	14 cm.
			1	not budded.				

In the literature author has not come across a description of the Verticillium-wilt of lilacs; in the "Versl. en Med. Plantenziektenk. Dienst Wageningen" (1922) mention is made of a disease of lilacs at Naarden, which according to the report somewhat reminds of the wilt-disease caused by Verticillium; the fungus, however, could only be isolated in a single instance.

CHAPTER IV. — TAXONOMY.

After Verticillium had been cultivated from different hosts, author's attention was drawn to the fact that the pure cultures on cherry agar, which at first only consist of a hyaline mycelium, are distinguished from each other afterwards in their resting stage. They could be divided into two groups: A. with black filaments, B. with dark microsclerotia (Pl. IV). The difference could be seen even with the naked eye. Before subjecting the fungi to a closer examination, the literature dealing with the morphology of the organisms causing tracheo-Verticilliosis, should be considered. The species of Acrostalagmus, to which a tracheomycosis is attributed, should also be discussed, since Klebahn (1913) and Carpenter (1918) pointed out that Acrostalagmus is identical with the older genus of Verticillium.

§ 1. LITERATURE.

The first description of a Verticillium infesting the wood vessels of a plant, dates from 1879, when Reinke & Berthold brought this fungus in connection with the so-called "Kräuselkrankheit" of potatoes. The authors call the fungus *"Verticillium albo-atrum"*, and mention blackened septate hyphae, the short cells of which increase in breadth and become globular, so that the hyphae seem "torulös". When neighbouring threads become contiguous, black cellmasses are formed of different sizes and of irregular shapes; never, however, longitudinal partition walls are observed. In perfect agreement with this is the accompanying figure of a "Dauermycelium". The length of the spores varies between 5—12 μ, the width is $\pm$ 3 μ.

Van Hook (1904) describes and figures sclerotia of *Acrostalagmus albus (Panax quinquefolius)*. A hypha is divided by transverse septa into short cells, these become broader and multiply, till "knots" of $\pm$ 100—300 μ are developed. The dimensions of the spores are 2—5 : 1—2 μ.

Lawrence (1912) describes a new species: *Acrostalagmus caulophagus* for *Rubus occidentalis*. The description and the photographic reproductions of this fungus do not justify its identification whith *Verticillium albo-atrum* or *Verticillium Dahliae* (cf. p. 26).

According to Whetzel & Rosenbaum (1912) *Acrostalagmus* sp.? (*Panax quinquefolius)* produces "minute black sclerotical masses", the accompanying drawing shows clearly the multiplied cells (cf. Van Hook: 1904).

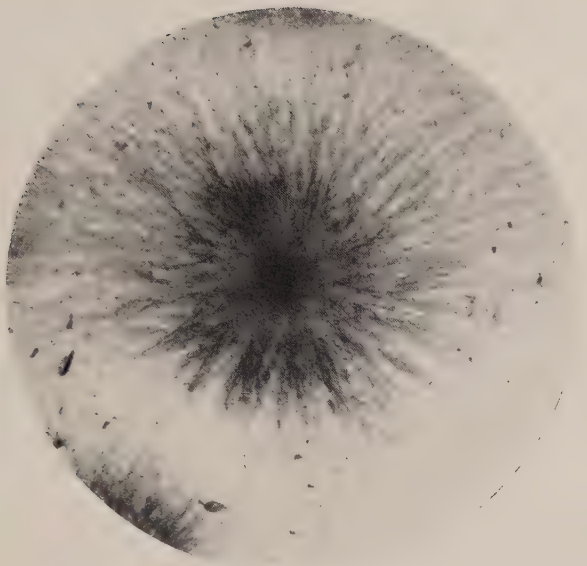


Fig. 1. *Verticillium albo-atrum* (potato) on cherry agar, 10 days old: filamentous black resting mycelium. × 7.

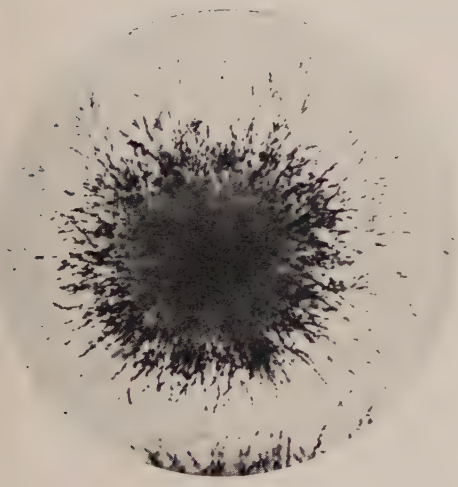


Fig. 2. *Verticillium Dahliae* (dahlia) on cherry agar, 10 days old: microsclerotia. × 9.

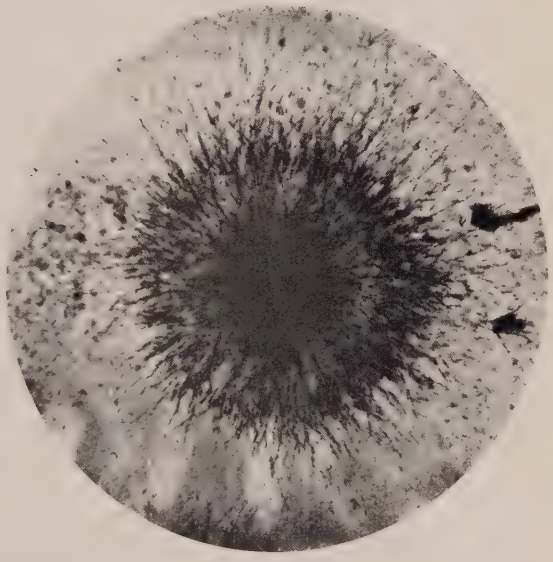


Fig. 3. *Verticillium Dahliae* (potato) on cherry agar, 10 days old: microsclerotia. × 9.

Klebahn (1913) considers the Verticillium cultivated from dahlia as a new species: *V. Dahliae*, as it differs in some respects from *Verticillium albo-atrum* (potato). The latter forms larger conidiophores, which show a tendency to darken at the bases. The easy and rich formation of sclerotia in the cultures of *Verticillium Dahliae* contrasts with the blackened little ramified hyphae of *Verticillium albo-atrum*. The spores of *Verticillium albo-atrum* in pure culture on potato stems are 4—6 : 1,5—2,5 μ.

Wollenweber (1913*a*), evidently making no difference between the two types of Verticillium, describes the occurrence of "gefäszparasitäre Welkekrankheiten" for *Solanum tuberosum, Solanum melongena*, and *Hibiscus esculentus* after inoculation with *Verticillium albo-atrum* (Reink. u. Berth.) isolated from these plants, whereas two pages further he speaks of "begrenzte schwarze sklerotiale Myzelunterlagen" of the fungus.

Rankin (1914) mentions a copious production of sclerotia for Acrostalagmus in the tracheae and tracheids of diseased maples.

According to Pethybridge (1916*a*) the blackening of *Verticillium albo-atrum* (potato) is only due to the blackening of the mycelium.

Carpenter (1918) identifies Verticillium isolated from okra, potato, eggplant, Gossypium, Antirrhinum with *Verticillium albo-atrum* Reinke und Berthold, notwithstanding the formation of sclerotia is described and figured. The dimensions of the conidia are 4—11 : 1,7—4,2 μ.

Jagger and Stewart (1918) keep the two groups apart: three-month-old cultures of Verticillium (eggplant), V. (maple), and V. (barberry) on potato- and oat agar form a thin weft of aerial mycelium and more or less isolated black specks, whereas the Verticillium isolated from diseased potatoes grown in western Canada on the same culture media develops black, septate, more or less swollen hyphae, such as Klebahn described for *Verticillium albo-atrum* R. & B. The authors also detect sclerotia in Verticillium (*Tragopogon porrifolius*). From different Solanaceae (also potato) planted in a field severely infested with Verticillium (eggplant) the fungus characteristic of "eggplants" was isolated. This proves that potato can be a host for Verticillium of both types.

Zimm (1918) likewise points out a difference between cultures of Verticillium: Verticillium (eggplant) and V. (Berberis) are closely related with the sclerotia-forming Verticillium (Acer), whereas these three are entirely different from *Verticillium albo-atrum* (potato).

Edson and Shapovalov (1920) detect the presence of numerous small sclerotia in the culture of Verticillium (eggplant), which were practically absent in that of Verticillium (potato).

Bewley (1922) distinguishes six groups of *Verticillium albo-atrum* (tomato) with 0, 10, 30, 50, 70, and 100 % microsclerotia. After inoculation the first group produced the typical wilting phenomena of tomatoes slowly, the last group very rapidly.

Wollenweber (1922) mentioning the infection by *Verticillium albo-atrum* for *Physalis Alkekengi* and *Capsicum frutescens*, gives a new variety with smaller conidia *"Verticillium angustum"* for diseased lupine.

According to Czarnecki (1923) the fungus of the blackheart disease of apricot belongs to the genus of Verticillium, and is probably a new species. The description and drawing point to *Verticillium Dahliae*.

Westerdijk & Van Luyk (1924) mention black stromata for *Verticillium albo-atrum (Rhus Cotinus, Rh. glabra, Rh. typhina)*.

In the following cases there is no further description of the fungus:

Westerdijk (1917) considers it probable that Verticillium *(Beta vulgaris)* is identical with *Verticillium albo-atrum* (potato).

Lindfors (1917) calls the fungus isolated from cucumber *Verticillium albo-atrum (*R. & Berth.).

According to Van der Lek (1918*b*), cucumber, melon, and tomato are attacked by *Verticillium albo-atrum*, the Verticillium cultivated from affected cherry trees in 1915 presenting a close resemblance to *Verticillium albo-atrum* (potato).

Haenseler (1922) does not perceive any morphological or cultural differences when comparing Verticillium (peach) with *Verticillium Albo-atrum* from okra and from eggplants. Probably he means in this case the *Verticillium albo-atrum* with sclerotia described by Carpenter.

Haenseler (1923) calls *Verticillium albo-atrum* the cause of wilting in eggplants.

According to Pötschke (1923) Verticillium (horse radish) presents small differences with *Verticillium albo-atrum* (potato).

Weimer (1923) mentions *Verticillium albo-atrum* for *Aralia cordata* and calls the fungus morphologically identical with Verticillium (eggplant).

It appears from the literature that Verticillium of type A was only isolated from some hosts: potato, Rhus-species and probably beet, cucumber, melon, tomato, and cherry, whereas in most cases type B occurred. Potato and tomato were mentioned as hosts for both fungi-groups.

It is much more difficult to compare the dimensions of the spores, as Chaudhuri (1923) found that the conidia of Verticillium (tomato) varied with difference of medium.

Edson and Shapovalov (1920) showed that Verticillium (eggplant) of more southern origin than Verticillium (potato), could adapt itself better to higher temperatures: it showed a distinct growth even at 30° C., whereas Verticillium (potato) did not develop above 30° C. Verticillium (eggplant) was of type B, Verticillium (potato) had no sclerotia.

According to Pötschke (1923) Verticillium (horse radish) has a minimum temperature for growth of 5—10° C., an optimum of 28° C. and a maximum of 33—37° C.

§ 2. AUTHOR'S OBSERVATIONS.

The most striking difference between the two types of Verticillium isolated from different hosts consisted in the formation of resting mycelium.

The black discolouring of type A is caused by more or less dark, somewhat swollen hyphae, changed into a series of linked cells through transverse septa (Fig. 1). A number of these threads lying side by side may form black masses, as has been described by Reinke & Berthold for *Verticillium albo-atrum*.

The very young resting stage of type B consists also of a row of spherical dark cells, but soon a number of lateral cells are developed. (Fig. 2 and 3). These multiplied cells gradually form, in a single thread, a black microsclerotium of $\pm$ 80 : 40 μ.

Such microsclerotia are described by Van Hook (1904) for *Acrostalagmus albus* and by Klebahn (1913) for *Verticillium Dahliae*.

Though less striking, a few more points of difference between the two types may be pointed out:

1. the rate of development after germination of the spores,
2. the ramification of the conidiophores,
3. the mode of growth of the fungus in pure cultures,
4. the size of the spores.

Differences 1 and 2 were demonstrated by the following pure cultures:

type A { Verticillium (potato), „ (tomato), „ (cucumber), „ (cherry variety "Eijsdensche Kers": Elst I), „ (cherry variety "Meikers": K),

Fig. 1. — *Verticillium albo-atrum* (potato), 9 days old: filamentous resting mycelium. × 700.

Fig. 2. — *Verticillium Dahliae* (dahlia), 6 days old: earliest stage of a microsclerotium. × 700.

Fig. 3. — *Verticillium Dahliae* (potato), 6 days old: earliest stage of a microsclerotium. × 700.

type B
- Verticillium (*Aconitum Napellus*),
- „ (*Lupinus polyphyllus*),
- „ (*Phlox decussata*),
- „ (*Prunus Mahaleb*),
- „ (potato).

On Dec. 1, 1921 spore-suspensions of these ten pure cultures were made in about the same concentration. With the loop of a platinum needle about 30 spores were placed on cover glasses with cherry agar. The prepared drop cultures were incubated at ± 20° C. Already on the next day germination of the spores was to be perceived in all cases except in Verticillium (*Prunus Mahaleb)*, the conidia of which were still in swollen condition. In group A none of the germtubes, or only a few of them had ramified, whereas this ramification occurred much more frequently in group B. On Dec. 5 the difference in rapidity of development was perceived by the formation of conidiophores: except in Verticillium ("Meikers") none or only few conidiophores with spheres of conidia occurred in group A, whereas they were pretty numerous in group B. In perfect harmony with this was the behaviour of the cherry agar separation cultures of the said fungi, prepared on Dec. 1, '21. After four days the cultures of type A showed no colonies, or very small ones, just appearing above the agar, those of type B showed well developed colonies with aerial mycelium.

On Dec. 9 the conidiophores of four of the Verticillium drop cultures A showed a secondary ramification, whereas this was hardly the case with four of the fungi of type B.

Point 3 and 4 have been studied in the following Verticillium cultures:

type A
- Verticillium (potato),
- „ (cucumber),
- „ (tomato),
- „ (cherry variety "Eijsdensche kers": Elst I),
- „ (cherry variety "Meikers": VIII 12),

type B
- „ (dahlia),
- „ (*Eschscholzia californica*),
- „ (*Phlox decussata*),
- „ (potato),
- „ (lilac).

On Jan. 2, 1923 ten cherry agar separation cultures were made. After four days the developed colonies were transferred to twenty tubes with potato stem, to ten tubes with wort gelatine,

and on Jan. 8 to ten tubes with cornmeal agar. The dish with Verticillium (*Phlox decussata*) had soon to be removed on account of contamination, so that this culture on cornmeal agar is wanting. The fungi on potato stem and cornmeal agar were incubated at ± 20° C., those on wort gelatine exposed to room-temperature. About Jan. 11 a difference in growth could be detected between the two types of fungi on wort gelatine and on cornmeal agar, less clearly on potato stem. The aerial mycelium of type A made a coarser impression as the hyphae showed a tendency to join to bundles; of type B, on the other hand, the mycelium formed a fine weft. It was also observed that on the whole the blackening appeared somewhat sooner in group B. Among the older cultures type B may be recognized by its looser aerial mycelium.

Of each of the ten pure cultures on potato stem 200 spores were measured, viz. from Jan. 15—19, every day 40 of each. Table IV and Fig. 4 representing the results, show that the size of the spores is different for the two types of Verticillium. The average dimensions of the conidia were for group A 5,46 : 2,66 μ and for B 4,7: 2,31 μ; the most prevalent length for group A was 5,6 μ and for B 4,2 μ; the most prevalent breadth for A 2,8 μ and for B 2,1 μ.

The conclusion may be drawn that the two types of Verticillium belong to two different species,

A. being *Verticillium albo-atrum* Rke & Berth.,

B. *Verticillium Dahliae* Kleb.

Verticillium albo-atrum was isolated from:

cucumber,

cherry (var. "Meikers", "Bieskers", "Eijsdensche kers", "Spaansche kers"),

tomato (var. "Ailsy Graig"),

potato (var. "Schotsche Muis", "Kerr's Pink", "Bintje", "Ehnola", "Abundance", "Geeltjes", "Blauwpitten", "Fontein", "Lembke's Industrie", "Excelsior", "Koksiaan", "Andijker Muizen", "Schoolmeester", "Deodora", "Triumph", "Lena", "Malta", "Lieuwe", "Parnassia").

Verticillium Dahliae was isolated from:

nineteen ornamental plants and six weeds from the sandy soil on or near the "Wageningsche Berg" (p. 14),

red currant, black currant and gooseberry (p. 14),

lilac from "Wageningsche Berg" and Aalsmeer (p. 17),

Prunus Mahaleb and the cherry-variety "Hedelfinger Riesen" on light soil near Breda (p. 15 and 58),

TABLE IV. — *Results of measuring 200 spores of each of 10 cultures of Verticillium.*

Verticillium species	Verticillium isolated from:	Length or breadth of the spores	0,71— 1,4 μ	1,41— 2,1 μ	2,11— 2,8 μ	2,81— 3,5 μ	3,51— 4,2 μ	4,21— 4,9 μ	4,91— 5,6 μ	5.61— 6,3 μ	6,31— 7 μ	7,01— 7,7 μ	7,71— 8,4 μ	8,41— 9,1 μ	9,11— 9,8 μ	9,81— 10,5 μ	10 51- 11.2 μ
V. albo-atrum	*Solanum tuberosum*	Length			0	6	35	52	*77*	17	8	2	3	0	0	0	0
	Cucumis sativus				0	1	18	38	*59*	38	34	5	5	1	0	1	0
	Solanum Lycopersicum				0	2	30	58	*72*	19	7	7	5	0	0	0	0
	"Eysdensche kers: Elst I				0	5	31	48	*63*	25	22	2	4	0	0	0	0
	"Meikers": VIII 12				0	2	23	44	*80*	26	17	3	4	0	1	0	0
V. Dahliae	*Dahlia variabilis*				0	6	*74*	63	52	3	1	0	1	0	0	0	0
	Eschscholzia californica				1	10	62	*63*	43	13	3	0	2	0	2	0	1
	Phlox decussata				3	25	*110*	38	19	4	1	0	0	0	0	0	0
	Solanum tuberosum				1	6	50	*75*	43	10	14	0	1	0	0	0	0
	Syringa vulgaris				2	27	*98*	47	20	4	2	0	0	0	0	0	0

										Average dimensions of the spores.	
										Breadth	Length
V. albo-atrum	*Solanum tuberosum*	Breadth	0	30	*147*	22	1			2,69 μ	5,21 μ
	Cucumis sativus		0	33	*140*	21	6			2,72 μ	5.8 μ
	Solanum Lycopersicum		0	31	*150*	16	3			2,7 μ	5,37 μ
	"Eysdensche kers": Elst I		0	63	*120*	16	1			2,54 μ	5,43 μ
	"Meikers": VIII 12		0	48	*126*	24	2			2,65 μ	5,51 μ
V. Dahliae	*Dahlia variabilis*		1	*139*	60	0	0			2,24 μ	4,76 μ
	Eschscholzia californica		0	*110*	81	9	0			2,37 μ	5,01 μ
	Phlox decussata		0	*136*	59	4	1			2,27 μ	4,36 μ
	Solanum tuberosum		0	*132*	64	4	0			2,27 μ	4,98 μ
	Syringa vulgaris		0	*111*	74	12	3			2,38 μ	4,4 μ

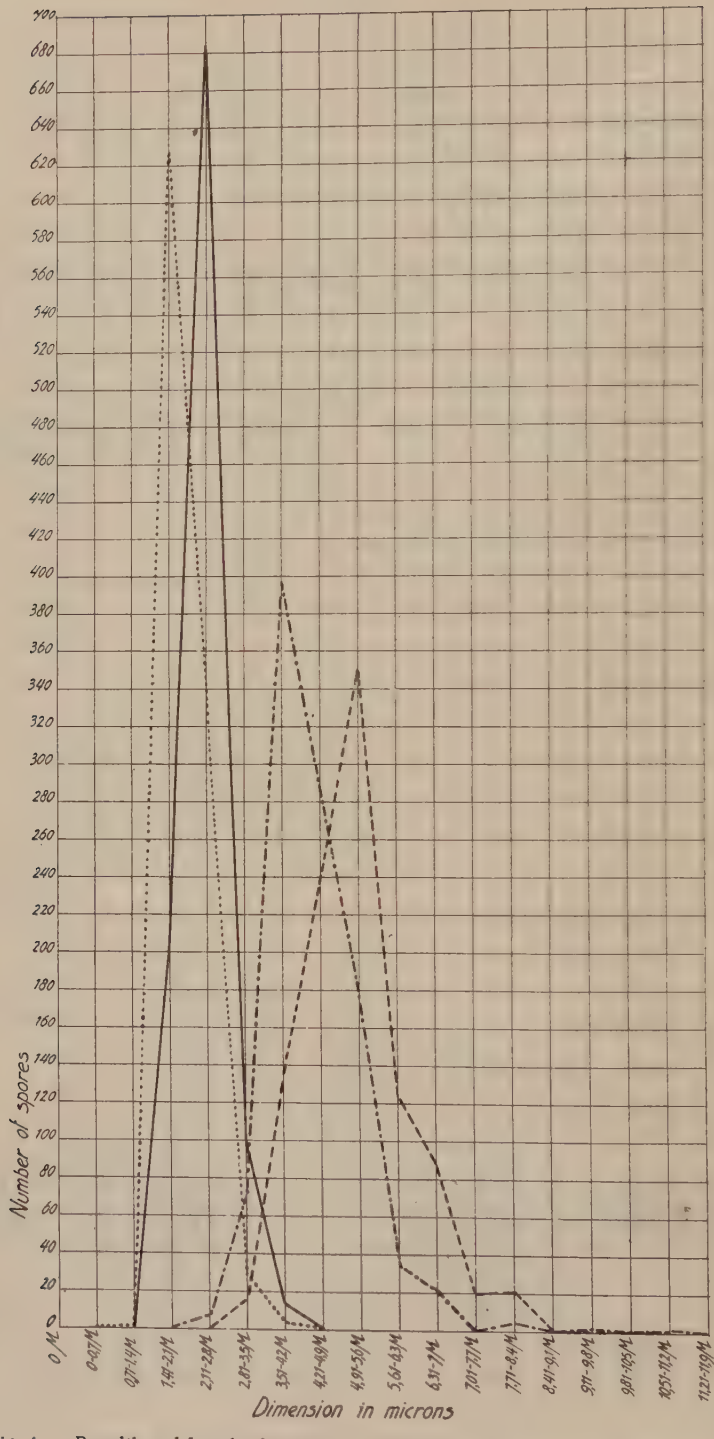


Fig. 4. — Breadth and length of 5 strains of *Verticillium Dahliae* and 5 strains of *Verticillium albo-atrum*.
. . . . . breadth of the spores of *Verticillium Dahliae*.
—.—.—. length " " " " " "
——— breadth " " " " " *albo-atrum*.
— — — — length " " " " " "

morello from "Wageningsche Berg" and from the sandy soil near Maasbracht (p. 14 and 59),
sugar beet on light soil at Naarden,
melon cultivated in the "Westland",
tomato (var. "Ailsy Graig", "Tuckwood"),
potato (var. "Paul Kruger", "Blauwe Eigenheimer", "Zeeuwsche Blauwe", "Roode Star", "Bravo", "Thorbecke", "Eigenheimer").

Hence it follows that both Verticillium-species were found in tomato and potato.

CHAPTER V. — VERTICILLIOSIS OF CHERRY TREES.

§ 1. LITERATURE.

In literature only the fact is mentioned that *Verticillium alboatrum* can be present in the wood of diseased cherry trees, the fungus appearing to be pathogenic to potatoes and cucumbers (Van der Lek: 1918*b*).

§ 2. AUTHOR'S OBSERVATIONS.

What economic importance has the disease in our cherry orchards, what are the external and internal symptoms of disease, and what is the cause of the infection? It is chiefly for the purpose of answering these questions that this study was undertaken.

Verticillium-wilt was observed among cherries in different orchards in the part of the province of "Gelderland" between the rivers "Rijn" and "Waal", called the "Betuwe". The soil of this region, which is employed for agriculture and fruit-farming consists of a fertile clay. For 5—6, sometimes 7—10 years the trees are intercropped chiefly with potatoes and beets alternating every year in the same fields, or occasionally with cabbage, kidney beans (*Phaseolus vulgaris* L.), horse beans, peas. After this period the arable land is transformed into pasture land, for which purpose sometimes grass seed is sown between the peas and horse beans. Also currants and gooseberries may be present as undergrowth. Cereals are rarely grown under the trees, since experience teaches that the cherries do not thrive so well when cereals are cultivated on the same ground. Amongst the potato-varieties "Eigenheimer", "Roode Star", and "Bravo" are very popular.

From the data furnished by fruit-farmers, which together with a few personal observations have been collected in Table V, it might be concluded that Verticillium-wilt generally appears among the cherries 4—6 years after they are planted. At first only a few trees are attacked, then the disease assumes a rather serious

TABLE V. — *Prevalence of Verticillium-wilt in various orchards.*

Situation of the orchard	Orchard mixed or not mixed	No. of cherry-trees	Year of planting	Verticillium-wilt appeared in the cherry trees:	Percentage of disease	Inter-crop.
Andelst	not mixed		1914	± 1917: first symptoms 1920: ± 25 trees		Potatoes + beets for ± 6 years Afterwards horse beans (*Vicia Faba* L.), grass
Elst (Gld): A	cherry + apple	± 48	1914	1919 } ± 10 trees, ± 7 of 1921 } which were killed 1922: 1 tree	± 25 %	Potatoes + beets Since 1922: grass
Elst (Gld): B	cherry + apple and a few rows of pear	± 300	1918 or 1919	1922: 3 trees	1 %	Potatoes and some beets
Heteren: A	cherry + apple	239	± 1914	1918 } ± 15 trees 1919 }	± 6 %	Potatoes + beets Since 1920: grass
Heteren: B	cherry + apple	225	± 1907	± 1913: at least 37 trees	± 16 %	Potatoes + beets for 6 years Afterwards grass
Ommeren	cherry + apple		1906	1915 : 15 trees 1919		Potatoes + beets Since 1916: grass

TABLE VI. — *Isolation of Verticillium albo-atrum from cherries and potatoes from the orchards mentioned in Table V.*

Situation of the orchard	No. of trees	Cherry-variety	Isolation of Verticillium from the cherry trees	Isolation of Verticillium from the potatoes growing under the cherries
Andelst	O VIII 9	"Bieskers"	June '21	
	O X 6	"Spaansche kers"	June '21	
	O XII 12	"Meikers"	Oct. '21	
	O XII 5		Aug. '22	
Elst (Gld): A	Elst I	"Eysdensche kers"	Aug. '21	Potato (groundkeeper)
	Elst II	" "	Aug. '22	
Elst (Gld): B	P I	"Meikers"	Aug. '22	"Roode Star"
	P II	"	Aug. '22	
	P III	"	Sept. '22	"Bravo"
Heteren: A	C	"	March '20	
	F = VIII 10	"	June '20	
	K = VIII 11	"	Sept. '20	
	VIII 12	"	May '22	
Ommeren		"	Aug. '22	

character, and finally it becomes almost stationary. The victims are removed, and usually replaced by pears, sometimes by plums. According to some proprietors of orchards the trouble disappears when grass is grown under the trees.

In orchard A at Heteren it drew the attention that three cherry trees (variety "Meikers") standing in the same row side by side (VIII 10, VIII 11, and VIII 12: Table VI) were attacked (occurrence in definite areas).

A cherry tree ("Meikers" K) at Heteren showing the first symptoms of Verticillium-wilt. Photographed Aug. 24, 1920.

Fig. 1. A cherry tree ("Meikers" P II) at Elst showing the first symptoms of Verticillium-wilt, chiefly on the west side. Photographed Oct. 24, 1922.

Fig. 2. Healthy cherry tree ("Meikers") at Elst. Photographed Oct. 24, 1922.

A cherry tree ("Spaansche kers" O X 6) at Andelst showing the symptoms of Verticillium disease one year after infection. The bases of the branches were leafless, the tops bearing green leaves. New growth in 1921 very poor. Photographed Sept. 27, 1921.

Fig. 1. A cherry tree ("Meikers" O XII 12) at Andelst showing the symptoms of Verticillium disease one year after infection. Photographed Sept. 27, 1921.

Fig. 2. Healthy cherry tree (O IX 14) at Andelst. Photographed Sept. 27, 1921.

External Symptoms.

As appears from Table VI different varieties of cherry viz. "Bieskers", "Spaansche kers", "Meikers", "Eijsdensche kers", may be hosts to Verticillium: no difference can be detected in the phenomena developed.

The disease begins to show in July or August in trees that had been perfectly healthy so far. Suddenly a great number of leaves at the bases of some or all the branches turn yellow. Very often the affection is one-sided. The discolouration spreads further and further, it can reach the lower ends of the one-year-old shoots. The leaves of these twigs sometimes show red-violet and brown edges and spots between the ribs, often shrivelling up altogether with rolled-up margins. The affected cherry trees with their golden foliage, may be distinguished from far between their green neighbours. The yellow leaves droop, and soon fall off. The affected branches begin to shed their leaves at the bases, while the leaves at the tips remain on the tree for a longer time, sometimes quite withered. A smaller or greater number of the diseased branches may die, the process of decay always starting at the tops. Exudation of gum is not a constant symptom of the disease. On Plates V and VI two cherry trees ("Meikers") are figured demonstrating the first symptoms of Verticillium-wilt.

According to growers the disease can destroy entire trees within 1—3 years. The affected trees may, however, survive. The years after the first stage of the Verticillium disease the affected branches have a somewhat sickly, languishing appearance by their scanty foliage, absent at the bases, by their less vigorous growth, and by the presence of dead twigs.

Pl. VII gives an example of the second stage of the disease: a "Spaansche kers" at Andelst (OX6) according to the grower attacked by the disease in 1920, was photographed on Sept. 27, '21. In May 1922 the tree was in full blossom, and at the end of September of that year no change in its condition could be perceived.

Besides this there was found on Sept. 27, '21 in the same orchard a "Meikers" (O XII 12) which was affected by the disease on one side. Its four branches at the east side were quite dead, the others bore few leaves and had produced a very small new growth, while one sucker had developed at the top of the trunk, and four at the base (Pl. VIII, fig. 1). For comparison may serve the dense foliage of a thriving cherry tree from this orchard, which was photographed on the same day (Pl. VIII, fig. 2).

In the orchard at Ommeren, where fifteen cherries suffered from Verticilliosis in 1915 (Table V), and which was drained in

1916, no trees died. In 1922 the affected trees were, however, recognizable by the more or less one-sided symptoms of the later stage of the disease.

The growers often remove the sickly, dying branches. "Meikers" (F) at Heteren, a "Meikers" and an "Eijsdensche kers" at Elst (A), which had been treated in this way, looked flourishing in 1922, as the remaining branches had produced a pretty long new growth. Growers say that such trees outgrow the disease.

Internal Symptoms.

Branches.

If a branch of a diseased tree is sawn just above the place where it is attached to the trunk, and the basal section is smoothed with chisel or knife, the following figure is generally seen: in the centre a brown spot, often developed more strongly on one side, with a frayed edge, the wedge-shaped radial projections of which usually reach the border between two annual rings, which bears many brown stipples. Instead of the central spot sometimes concentric brown rings, arcs or series of stipples are found. The brown stipples along the border between two annual rings lie entirely or for the greater part in the spring wood.

On cross-sectioning a branch at different heights beginning at the base, the central brown spot becomes smaller and smaller and disappears ± 2—4 dm. above the base, whereas brown stipples in the spring wood of annual rings of the same age can be traced from the older into the younger parts, sometimes as far as in the two-year-old shoots.

The course of the discolouration of the wood of a diseased branch is figured on Pl. IX, fig. 1, the representation of 4 successive cross-sections of branch VII of "Meikers" K from Heteren (cf. Table VII):

1. At the base: brown spot extending into annual ring 1919, and brown stipples in the wood of 1920.

2. ± 30 cm. higher: half brown spot and brown stipples in the spring wood of 1919 and 1920.

3. 20 cm. higher: bifurcation into 2 four-year-old branches:

3 a. concentric rows of stipples in the spring wood of 1919 and 1920.

3 *b*. Brown ring in the wood of 1919 and some brown stipples in that of 1920.

4. 75 cm. above 3*a* and 3*b*: branching into 3 three-year-old twigs, two of which are figured.

4 *a*. Half brown ring in the wood of 1919.

4 *b*. Brown ring in the wood of 1919.

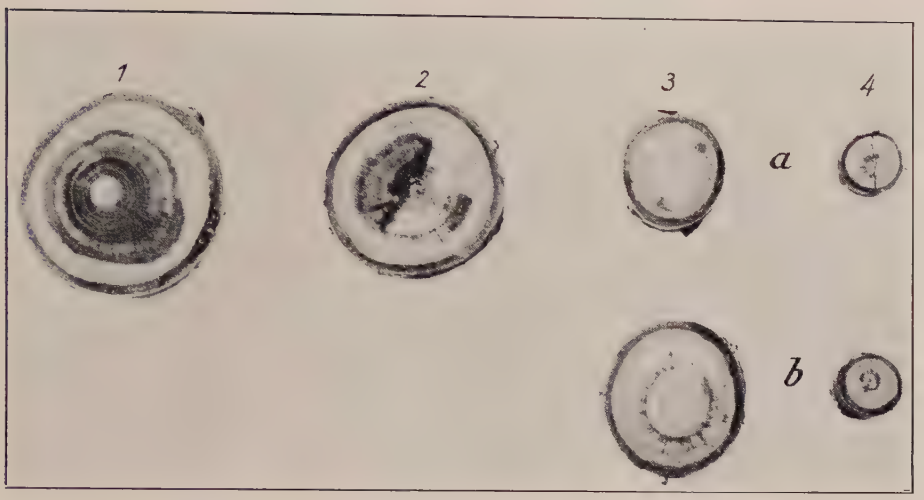


Fig. 1. Cross-sections of naturally infected cherry branch ("Meikers" K from Heteren). Photographed March 9, 1921.

Fig. 2. Cross-sections of naturally infected cherry trunk ("Meikers" K from Heteren).
a. at the base,
b. at the top.
Photographed May 1921.

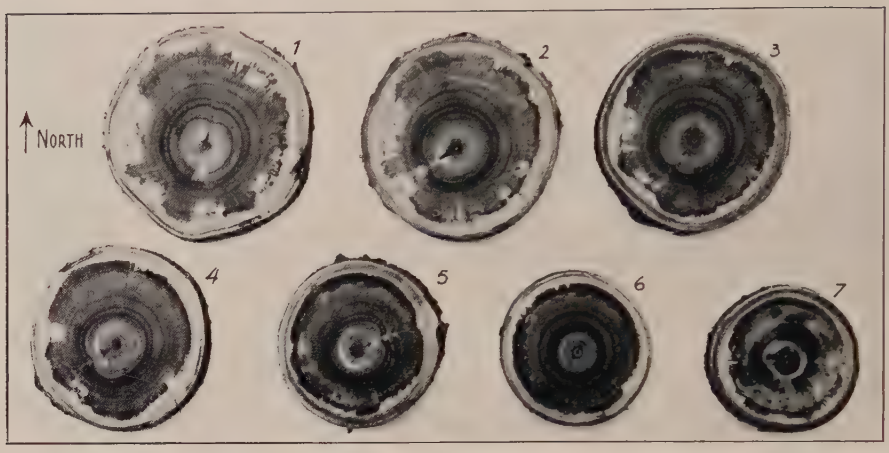


Fig. 1. Cross-sections of naturally infected cherry trunk ("Meikers" P II from Elst).
1. ± at the base.
2. ± 10 cm. higher.
3. ± 10 cm. „
4. ± 15 cm. „
5. ± 40 cm. „
6. ± 40 cm. „
7. ± 55 cm. „ (at the top).
Photographed Oct. 26, 1922.

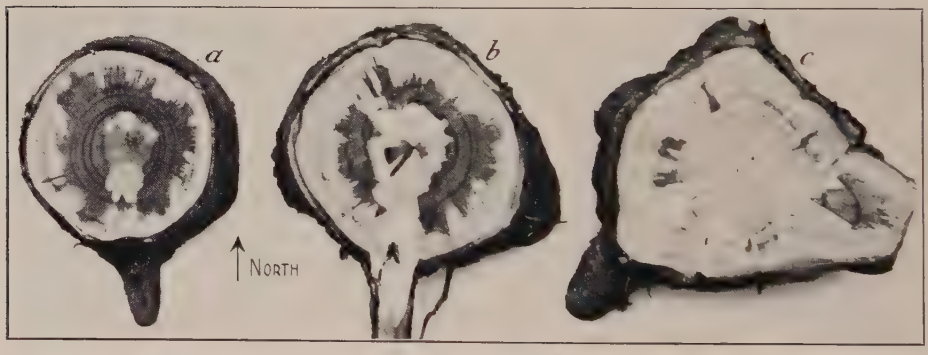


Fig. 2. Cross-sections through the underground part of the same trunk as in Fig. 1.
a. ± at the base.
b. ± 4 cm. under a.
c. ± 3 cm. under b.
Photographed Oct. 28, 1922.

Cross-sections made above 4 *a* in the two-year-old shoot still showed some discolouring of the wood in annual ring 1919: at the base some brown stipples, 10 cm. higher two, again 10 cm. higher one and, still 10 cm. further not a single brown stipple could be observed. Sections made nearer to the top of 4 *b* taught that the discolouring of annual ring 1919 was no longer to be distinguished 20 cm. above the base of the two-year-old shoot.

Trunk.

From the study of two unearthed wilting cherries ("Meikers" K at Heteren and P II at Elst) and from some boring experiments it could be ascertained that the trunk of diseased trees contains a broad, brown wood cylinder, surrounded by a narrow uncoloured border, or partly reaching the cambium. (Pl. IX, fig. 2).

On Pl. X, fig. 1 the cross-sections made at different heights of the trunk of "Meikers" P II are reproduced. The typical character of the wood discolouring already described for the branches: brown spot with frayed edge and brown stipples on the border between two annual rings, is clearly found back in the trunk, especially in its basal cross-section. About halfway the trunk the figure becomes compacter: the successive cross-sections present definite indentations in the same direction; these become smaller and smaller and are gradually lost, the spot being slightly crenated and dark brown. In the apical cross-section, on the other hand, the figure becomes more pronounced, the radial stripes and brown stipples appear again. Besides the various cut surfaces show that the wood discolouring is darkest about halfway the trunk, and that the interior annual rings are coloured light brown throughout the whole length of the trunk. The uninterrupted internal light brown wood cylinder is the heartwood, quite different from the pathological discolouring of Verticilliosis.

By means of the Pressler increment borer [1]) several cherry wood samples were obtained from the interior of the trunk:

On Sept. 27, 1921 the affected "Spaansche kers" O X 6 at Andelst contained browned wood extending into annual ring 1921 at the base, halfway, and at the top of the trunk along the north-west side.

Three borings at the base, halfway, and at the top of the diseased "Meikers" O XII 12 at Andelst yielded the same results: the browning extending into annual ring 1921.

"Meikers" VIII 12 at Heteren was bored at three places along the south-west side on Sept. 21, 1921: at the top and halfway

[1]) Author hereby expresses her indebtedness to the Forestry Section at Wageningen for the loan of the said instrument.

browned wood extended into annual ring 1919, at the bottom into that of 1920.

On Sept. 21, 1921 the brown wood-cylinder of "Meikers" F at Heteren extended into annual ring 1919 at the base, halfway and at the top on the south-west side, and at the base on the north side. Some affected branches of this tree had been sawn off on the north side, the others being in a fairly good condition.

Boring experiments on two healthy cherry trees from the last-mentioned orchard carried out on Sept. 21, 1921, taught that in this case only the oldest annual rings were browned (heart-wood), and that the outer 5—6-year-old layer of the wood was in a normal condition.

Roots.

These were studied on the two unearthed cherry trees ("Meikers" K and P II). The cross-sections of cherry P II (Pl. X, fig. 2) lying resp. 4 and 7 cm. under the base of the trunk show, how rapidly the browning decreases towards the roots; on the cut surface *c* browning is still seen in the annual rings 1920 and 1921, slightly in that of 1922. A similar course of the wood discolouration is observed in the longitudinal section of the root-system of "Meikers" K (Pl. XI, fig. 1).

The roots exhibit the interior symptoms in the same way as has been stated for the branches: sometimes at the base a brown spot, and nearer to the growing point concentric brown arcs and rings or circular rows of stipples (Pl. XI, fig. 2) can be observed.

Though the external symptoms may characterize the Verticillium disease in general, an investigation of the interior of the trees is peremptorily required for establishing a correct diagnosis. The external phenomena of drought, and sometimes also those of aphid attack may lead the observer astray.

On August 18, 1921 more than a third of the cherries in the orchard at Heteren (A) were yellowing or sometimes partly defoliated. The trees stood in a strip of land running through the centre of the orchard. In most cases the phenomena were to be observed on the south or the south-west side of the trees. The premature discolouring showed itself most feebly at the periphery of the strip in question, and increased more and more in intensity towards the centre of it. The appearance of the apple trees planted between the cherries bore witness of their suffering from the same evil. From four cherries a branch was sawn off, the wood appeared to be perfectly normal. Boring experiments made on Sept. 21, 1921 taught that only some of the interior annual rings of the trunks were discoloured (heart-wood).

Fig. 1. Longitudinal section through the basal part of the root-system of a naturally infected cherry tree ("Meikers" K from Heteren). Photographed May, 1921.

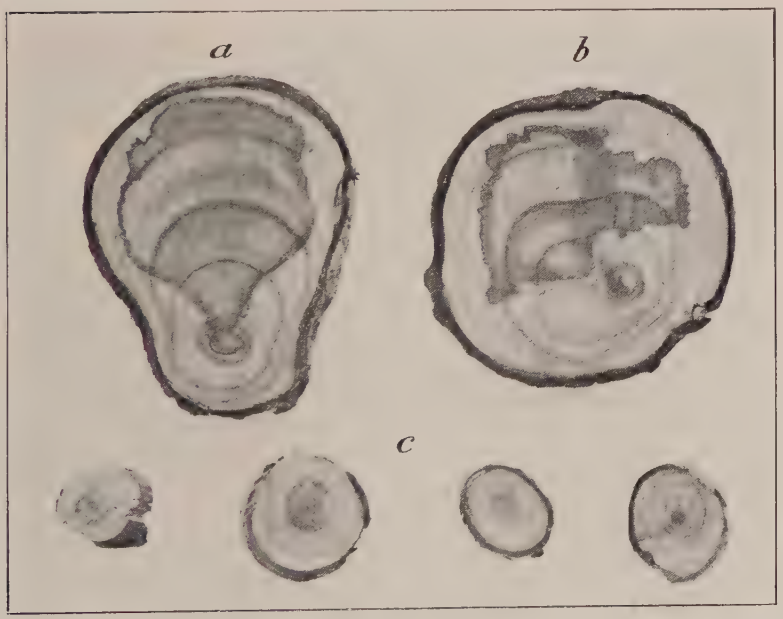


Fig. 2. Cross-sections of naturally infected cherry root ("Meikers" K from Heteren), situated on the south-east side of the trunk.
a. at the base.
b. 15 cm. higher.
c. four lateral roots.
Photographed May 12, 1921.

Probably the above phenomena must be attributed to the great drought, by which the year 1921 was characterized. In 1922 the whole orchard again bore a normal character.

Isolation of Verticillium albo-atrum Rke & Berth.

Methods.

After the browning of the wood of the cross-sections of branches, trunk, or roots had been studied and had partly been reproduced in drawings, definite numbered wood blocks 15—20 cm. high were examined for the presence or absence of Verticillium. The pieces of branches and roots with small diameter were only decorticated. The blocks from thicker branches, roots and trunk were obtained by drawing numbered rectangles on the cross-sections and their reproductions, and taking these rectangles as the groundplanes of the wood prisms.

All the planes of the various columns and prisms were smoothed as much as possible. After cleaning with soap and water, disinfection took place in mercuric chloride $2^0/_{00}$ for $\frac{1}{2}$ — 1 minute. Then they were rinsed in water, sometimes dried in flamed filter paper, and divided into discs with a sterile chisel on a flamed cardboard mounted on wood. Finally the segments were placed in one or two Petri dishes with cherry or prune agar. All the dishes were incubated at $\pm$ 20° C.

Presence of Verticillium in the Browned Wood.

A distinct growth of Verticillium from diseased wood discs on cherry agar plates was usually observed after 4—6 days (Fig. 5 a and b). At the very first appearance of the hyphae it was sometimes possible to trace, from which annual ring they developed; many cases, however, were doubtful. In course of time the hyaline mycelium turned black by formation of the filamentous resting-stage, characteristic of Verticillium albo-atrum Rke & Berth.

In general Verticillium grew luxuriantly from the wood vessels of the brown rings and series of stipples seen on cross-sections of branches and roots. Verticillium was even still isolated from the somewhat discoloured wood of two-year-old shoots. Further the vessels at the border of the brown spot of the cross-section of trunk, and of branch-and root-basis appeared to harbour Verticillium. The isolation of this fungus had a negative result in pieces of normal wood and in those of exclusively brown wood. Fig. 6 and 7 show from which places of the trunk Verticillium was cultivated. Sometimes secondary fungi grew out from the perfectly browned wood, especially where it reached the cambium.

It is a very frequent custom with fruit-farmers to slit longitudinally the bark of the trees that do not grow very well, or which

exude gum. In doing so the branches are sometimes slit too. On the cross-section of a branch of "Meikers" O XII 12 treated in this way a secondary fungus occurred in the brown strip of wood lying between the cortex wound and the brown Verticilliosis spot.

Fig. 5a. — *Verticillium albo-atrum* growing from wood-discs of naturally infected cherry branch ("Meikers F from Heteren"). The portions of the woody tissue were transferred June 4, 1920 under aseptic conditions to prune agar in a Petri dish. Photographed June 10, 1920.

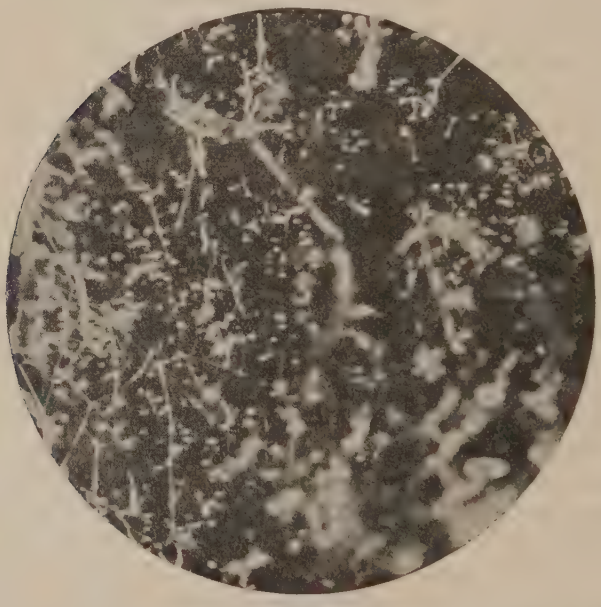


Fig. 5b. — Aerial, verticillately branched conidiophores of *Verticillium albo-atrum* growing out from the wood vessels of the same cherry branch as in Fig. 5a. Photographed June 9, 1920. × 40.

As was to be expected the cortical incisions form a source of infection for various fungi. Though the growers consider this operation as salutary, the author is sceptical about its efficaciousness, and is of opinion that it had better be omitted.

Study of "Meikers" K from Heteren.

June 17, 1920: normal appearance; gum exuded from the cortex incisions along the trunk.

Aug. 24, 1920: first symptoms of Verticillium-wilt (Pl. V).

Several branches were successively sawn off (cf. Table VII).

April 16, 1921: the only remaining branch bore some leaves and a few blossoms.

May 9, 1921: the tree was unearthed and transported to Wageningen, the southside being marked on the trunk.

May 9, 1921: the cross-sections of the ± 1,8 m. high trunk presented the typical pathological browning of the wood previously described (p. 33). The discolouring extended into annual ring 1920, reaching to the cambium on the southside of more than the upper half (Pl. IX, fig. 2). Where the cross-section was intersected by a cortex incision reaching the wood, a broad wedge-shaped dark-brown spot penetrated into the already discoloured trunk. At the top the wood was browned to the cambium along more than half, 60 cm. lower along ± half, and again 60 cm. lower along a fourth of the circumference, but on the basal cross-section a small border of uncoloured wood surrounded the central spot entirely.

May 11, 1921 wood blocks of apical and basal parts of the trunk were examined for the presence or absence of Verticillium.

For details and results cf. Fig 6*a* and *b*.

Study of the branches and roots cf. Tables VII and VIII.

Browning and *Verticillium albo-atrum* in annual ring 1919 extended into the shoots of 1919.

Study of "Meikers" P II from Elst.

Aug. 22, 1922: first stage of the Verticillium disease. The western branches bore yellow leaves at their bases, while at one-year-old shoots leaf-blades with curled-up sear edges were observed. The tree had already shed a number of its leaves.

Sept. 15, 1922: the branches on the south-west were quite defoliated or had only green leaves at their tops.

Oct. 24, 1922 the wilting tree and a healthy "Meikers" of the same orchard were photographed (Pl. VI). After the south side of the trunk and branches had been marked with a blue line, the diseased tree was unearthed and transported to Wageningen.

Oct. 25, 1922 different cross-sections were made of the trunk (1,8 m. high). Browning reached in all of them into annual ring 1922 (Pl. X).

Oct. 27, 1922 some wood blocks from half-way up the trunk were examined for the presence or absence of Verticillium.

TABLE VII. — *Examination of the branches of "Meikers" K from Heteren, 1920 and 1921.*

No. of branch	Situation of the bases of the branches	Length in cm. of the one-year-old shoots	External symptoms	Date of observation	Discolouring of the cross-sections	Isolation of *Verticillium albo-atrum*
I	south	35	many yellow leaves, apical leaves green	Sept. 1, '20	At the base : central br. area 1/2 m. higher : slight discolouring	+
II	south, higher than I	25	green leaves at the tops, for the rest defoliated	" "	Some br. rings and br. stipples 2 dm. higher : only some br. stipples	+ from the br. ring
III	south, higher than I	30	quite defoliated	" "	± no discolouring	
IV	east			" "	At the base : br central area 2 1/2 dm. higher : br. central area Bifurcation :	+ from the border of the brown area (at the base)
	lateral branches IVa	25	defoliated	" "	2 dm. above bifurcation : br. central area 2 dm. higher : br. half ring	+
	lateral branches IVb	25	± defoliated, some green leaves	" "	1 dm. above bifurcation : br. central area and br. rings 1 1/2 dm. higher : some more br. stipples	+ from the br. ring
	lateral branches IVc	50	many green leaves	" "	1 1/2 dm. above bifurcation : small br. central area, br. ring and stipples 2 dm. higher : some br. spots	+ from the br. ring
V	n.w.	50	some green leaves at the tops	Sept. 10, '20	At the base : br. central area Bifurcation : *Va* : br. ring was traced into the 2-year-old sh. *Vb* : br. stipples were traced into the 3- and 2-year-old sh.	+ a : from the br. ring + b : from the br. ring + from br. stipples of the 3-and 2-year-old sh.
VI	north	50	many green leaves	" "	At the base : br. central area, ± 4 dm. higher : br. ring was traced into the 2-year-old sh. (discol. in 1919) 1st lateral branch : some br. stipples 2d lateral branch : = V*la* : br. ring was traced into the 2-year-old sh. 3d lateral branch : br. stipples were traced into the 3-year-old sh. 4th lateral branch : br. stipples were traced into the 3-year-old sh.	— from the brown woody tissue of the central area (at the base) + from the border of the br. area + from the br. ring 4,7 and 10 dm. above base + from br. stipples in the 2-year-old sh. + from the br. ring at the base
VII	n.e.	40—45	healthy buds	March 9, '21	Cf. p. 32 and Pl. IX, fig. 1	— from the br. woody tissue of the central area (at the base) — from the border of the br. area (at the base) + from the br. ring (wood : 1919) of the 4-and 3-year-old sh. + 2-year-old sh.
VIII	n.e., under VII	35	sparely foliated	May 9, '21	At the base : central brown area 4-year-old sh. : br. ring 3 " " " : br. stipples 2 " " " : no discolouring	+ 5-year-old sh. + 4 " " " : from the br. ring + 3 " " " — 2 " " " — 1 " " "

sh. = shoot br. = brown

TABLE VIII. — *Examination of the roots of "Meikers" K from Heteren, May 11, 1921.*

No. of root	Situation of the bases of the roots	Discolouring of the cross-sections	Isolation of *Verticillium albo-atrum*
1	south	30 cm. above base : here and there a br. stipple	
2	s. e.	At the base : br. eccentric area (cf. Pl. XI, fig. 2)	+ basal root piece (from the border of the area)
		15 cm. higher : furcation into four	
		2 : 10 cm. above furcation : half a br. ring	
3		3 : 10 cm. above furcation : 2 br. rings	— 3
4		4 : 15 cm. above furcation : some br. rings	+ 4 : from the brown stipples
5		5 : 10 cm. above furcation : some br. spots	+ 5 : from the brown stipples
6	east	At the base : eccentric area 30 cm. above base : ± no discolouring	
7	n. e.	Furcation 20 cm. above base : 7 : 30 cm. above furcation : some br. incomplete rings	
8		8 : some br. stipples near the pith	
9		9 : here and there a br. stipple	
10	north	4 cm. above base : br. area round the pith	
11	west	30 cm. above base : some br. stipples	
12	n. w.	46 cm. above base : br. ring All lateral roots of 12 : br. ring	
13	s. w.	± 20 cm. above base : 2 light br. rings	
14	south	Bifurcation 15 cm. above base : 14 : 20 cm. above bifurcation : br. rings	
15		15 : 20 cm. above bifurcation : here and there a br. stipple	
16	south, 15 cm. deeper than 1	Bifurcation 5 cm. above base 16 : 20 cm. above bifurcation : br. ring	
17		17 : 20 cm. above bifurcation : br. ring	
18	north, 15 cm. deeper than 10	± 25 cm. above base : 2 light br. rings	
19	± vertical	± at the base : a br. half ring and br. stipples 15 cm. higher : furcation into 4 roots : br. ring	
20	± vertical	15 cm. above base : br. ring	
	north, near 18	3 short roots (one with br. ring, the others : br. stipples)	
21	near 20	short	

For details and results cf. Fig. 7.

Browning in the trunk extended into annual ring 1922, *Verticillium albo-atrum* grew out from the wood of 1921 and 1922.

Oct. 30, 1921 a study was made of the branches, which were kept for some days in the cellar (cf. Table IX).

Study of the roots cf. Table X.

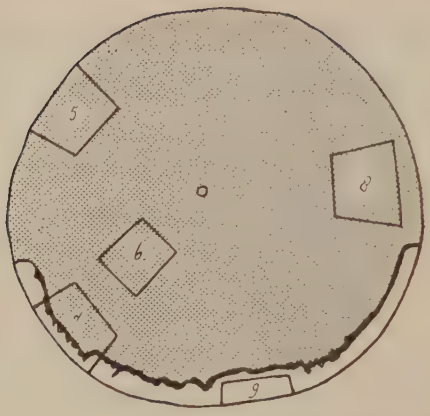


Fig. 6a. — Cross-section of naturally infected cherry trunk ("Meikers" K from Heteren) ± 50 cm. under top (cortex is not drawn). The numbered areas indicate the ground-planes of the wood blocks which were used for isolation.
Isolated from 5 : secondary fungi.
6 : spare growth of a secondary fungus.
7 : *Verticillium albo-atrum.*
8 : no fungus.
9 : " "
Drawn May 11, 1921. $^1/_2$ nat. size.

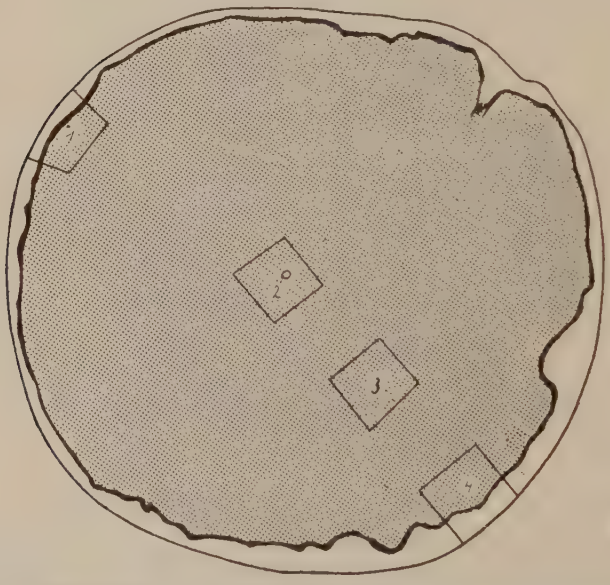


Fig. 6b. — Cross-section ± at the base of the same cherry trunk as in Fig. 6a.
Isolated from 1 : *Verticillium albo-atrum.*
2 : no fungus.
3 : " "
4 : *Verticillium albo-atrum.*
Drawn May 9, 1921. $^1/_2$ nat. size.

TABLE IX. — *Examination of the branches of "Meikers" P II from Elst, Oct. 30, 1922.*

No. of branch	Situation of the branches	Length in cm. of the 4-year-old shoots	Length in cm. of the 3-year-old shoots	Length in cm. of the 2-year-old shoots	Length in cm. of the 1-year-old shoots	Discolouring of the cross-sections				Isolation of *Verticillium albo-atrum* from:		
						Bases (4-year-old shoots)	3-year-old shoots	2-year-old shoots	1-year-old shoots	3-year-old shoots	2-year-old shoots	1-year-old shoots
I	east	± 20	+ 40	± 40 1 sh.: 54 1 sh.: 60	± 40	some br. spots in a.r. 1921	a: some br. stipples in a.r. '21 and '22 b: some br. stipples in a.r. '21 and '22	3 : slight discol. in a.r. '22 3 : two with discol. in a.r. '22		+	+ probably from a.r. '22	—
II	west	± 20	± 40 1 sh.: 57	± 40	± 40 2 tops dying off	Br. central area extending into a.r. 1921, br. stipples in a.r. 1922	a: br. ring and stipples in a.r. '21, light br. in a.r. '22 b : br. ring in a.r. '21 and light br. in a.r. '22	2 : no discol. 4 : no discol.		+ from a.r. '22 and '21	—	—
III	north	± 20	± 54	± 40 some sh.: 50	± 40	Br. central area extending into a.r. 1921, some br. stipples in a.r. 1922	a: br. ring in a.r. '21 and here and there a br. spot in a r. '22 b : as a	3 : one with slight discol. in a.r. '21 and '22 2 : light br. ring in a.r. '22	no discol. no discol.	+ from a.r. '21 and '22	+ probably from a.r. '21 and '22	—
IV	± vertical (already cut off Aug. 25, 1922)	± 10		± 40	± 35		Br. stipples in a r. 1921	At the base: some br. areas in a.r. '21, higher up : no discol.		+	—	—
1	n. w.	15-20	± 40	± 40 1 sh.: 48	± 40	Br. central area extending into a.r. 1921 and br. stipples in a.r. 1922	4 : br. ring in a.r. '21 and sometimes here and there a br. stipple in a.r. '22	Only in 2 of the shoots : br. stipple in a.r. '22	no discol.	+ from a.r. '21	—	—
2	n. e.	15-20	45-57	± 40	± 40	2 br. streaks in a.r. 1920 and br. stipples in a.r. 1921 and 1922	2 : here and there a br. stipple in a.r. '21 and '22	Only in 1 of the shoots : light br. stipples in a.r. '22	no discol.	+ also from a.r. 1922	—	—
3	south	15-20	40-50	± 40 1 sh.: 50	± 40	1 br. streak in a.r. 1920, br. stipples in a.r. 1921 and 1922	a : here and there a br. stipple in a.r. '21 b : some br. stipples in a.r. '21	3 : one with br. stipple in a.r. '21	no discol.	+	—	—
4	± vertical	15-20	48-58	± 40	± 40	Br. streaks in a.r. 1919 and 1920, br. stipples in a.r. 1921 and 1922	a : yellowish br. spots in a.r. '22 b : br. stipples in a.r. '21 c: some br. stipples in a.r. 1921 and 1922	2 : ± no discol. 3 : no discol. 3 : two with light br. stipples in a.r. '22	no discol.	—	—	—

a.r. = annual ring

TABLE X. — *Examination of the roots of "Meikers" P II from Elst, 1922.*

No. of root	Situation of the bases of the roots	Discolouring of the cross-sections	Isolation of *Verticillium albo-atrum*
r 1	s. w.	At the base : br. stipples in a.r. 1920, '21 and '22	+ r 1 from a. r. 1921, '20 and '22
		12 cm. higher : yellowish spots in a.r. '21.	+ r 1 a from a. r. 1921
		Bifurcation : r 1 a, r a'	+ r 1 a' from a. r. 1921
r 2	s. w., somewhat deeper than r 1	At the base : br. stipples in a.r. 1921, '20 and here and there in a.r. '22.	+ r 2 from a. r. '21 and '20
		Longitudinally split : r 2 and r. 2'	+ r 2[1] from a. r. '21 and '22
		10 cm. higher : some br. stipples in a.r. 1921	+ r 2a from a. r. '21
		Furcation into three : r 2a, r a'.	
		One of the roots : 1 br. stippie in a.r. 1922	
r 3	south	small root	— r 3
r 4	w. n. w.	At the base : br. stipples in a.r. 1921 and '20	— r 4 and r 4'
		8 cm. higher : ± the same discol.	+ r 4 a from a. r. 1921
		Lateral roots : r 4 a	
r 5	n.	Br. stippies in a. r. 1921 and 1920	+ r 5 a from a. r. 1921
		Base : r 5 a	
		Top : r 5 (some br. stipples in a.r. 1921)	+ r 5 from a. r. 1921
r 6	s. e.	At the base : discol. in a. r. '21, '20 and '19	+ r 6 from a. r. 1920, '21 and '22
		1 br. stipple in a. r. 1922, longitudinally split : r 6 and r 6'	+ r 6[1] from a. r. 1921 and '22
		10 cm. higher : br. stipples in a. r. 1921 and '20	+ r 6 a from a. r. 1921
		Lateral roots :	+ r 6 b from a. r. '20, '21 and '22
		r 6 a : br. ring in a. r. 1921	— r 6 c
		r 6 b : br. stipples in a. r. 1921	
		r 6 c : 1 br. stipple in a. r. 1921	
r 7	s. s. e., deeper than r 6.	At the base : br. spots in a. r. 1921 and '22	+ r 7 from a. r. '21 and '22
		9 cm. higher : br. spots in a. r. 1922 and '21	— r 7 a
		Bifurcation of one of the roots : br. spot in a. r. 1921	
r 8	s. w.	Some br. stipples in a. r. 1920 and '21	— r 8 a
		4 lateral roots (r 8 a, r 8 b, r 8 c and r 8 d) : no discol.	+ r 8 b from a. r. 1921 and '22
			— r 8 c
			— r 8 d
r 9	west	Slight discol. in a. r. 1921	+ r 9 from a. r. '21 and '22
r 10	„	Discol. in a.r. 1921	+ r 10 from a. r. 1921 and '22 (?)
r 11	north	Slight discol. in a. r. 1921	+ r 11 from a. r. 1921 or '22
Tap root		± 20 cm. above base of the trunk : some br. stipples in a. r. 1920 and '21 and some also in a. r. '22 at the east side	

Browning and *Verticillium albo-atrum* in annual ring 1921 and 1922 extended into the shoots of 1921.

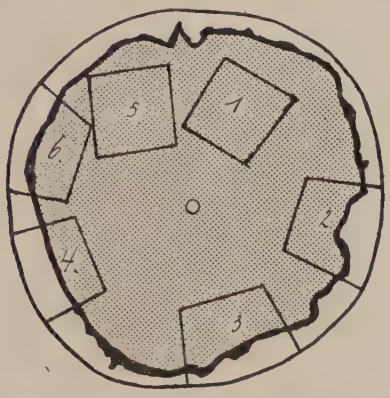


Fig. 7. — Cross-section half-way naturally infected cherry trunk ("Meikers" P II from Elst).
Isolated from 1 : no fungus.
2 : *Verticillium albo-atrum.*
3 : " "
4 : " "
5 : no fungus.
6 : *Verticillium albo-atrum.*
Drawn Oct., 1922. $^5/_7$ nat. size.

Morbid Anatomy.

Longitudinal and transverse sections of the pathological wood taught that the discolouration is chiefly due to the frequent occurrence of gum in the wood vessels, the vascular walls being more or less yellow. In the second place many vessels contain thyloses, which may be saturated with gum. Pl. XII, fig. 1 is the microphotograph of a tangential section of a Verticillium-diseased branch made where the cross-section showed a brown ring ("Meikers" K: branch VI $\pm$ 1 m. above the base). Sometimes the discolouring can also extend over some medullary ray cells.

On Nov. 18 and 23, 1921 some microchemical tests were made of this gum formed in affected wood from a branch of "Meikers" O XII from Andelst, cut off on Nov. 17, 1921. The wood discolouring of the basal cross-sections consisted of a brown strip of wood running from a cortex incision to the pith, a small, one-sided spot, and a series of stipples along the annual ring, to which the spot reached. The microscopical sections from the wood of these brown stipples, were exposed to the action of different liquids for some length of time.

The gum appeared to be insoluble in water, alcohol 96 %, ethyl ether, nitric acid, sulphuric acid, and potassium hydroxide

(5 %): no solution could be detected in ether after 1½ hours, and in nitric acid and potassium hydroxide even after 24 hours. Whereas the cell walls were almost quite solved in a drop of strong sulphuric acid after a short time, the gum remained unchanged. Boiling in water had no effect, but boiling in nitric acid caused the gum to disappear. These reactions are characteristic of wound gum (Temme: 1885).

The identification of Verticillium-mycelium took place in radial-, tangential- and transverse sections, prepared from the rests of those branch pieces in which the presence of Verticillium had been verified by cultural examination. In order to detect the mycelium more easily, staining with Bleu coton was applied. Attempts to detect hyphae within the wood vessels, were successful. The hyphae could be traced for some distance, often growing in longitudinal direction along the vascular walls; sometimes larger masses were formed, filling the lumen of a vessel entirely (Pl. XII, fig. 2). No gum was present in the parts of the wood vessels that contained mycelium. Conidiophores and detached conidia were perceived within a vessel. The hyphae appeared to force their way into an adjoining vessel through the pits.

§ 3. AUTHOR'S EXPERIMENTS.

The experiments were made in the garden of the laboratory lying on the "Wageningsche Berg".

Inoculations of 1921.

Two sets of one-year-old cherry seedlings were used for inoculation: one set was grown on sandy soil near Bennekom and the other reared on clay at Opheusden. The trees of the first group surpassed those of the second in length, but as the latter formed longer shoots in 1921, the difference in length gradually disappeared.

Methods. Parts of the stem, usually those at the base, were cleaned with mercuric chloride $2^0/_{00}$ and water. Various methods of inoculation were applied. Usually two almost tangential incisions opposite each other were made reaching into the wood, one in downward and one in upward direction. On both sides an uninjured strip of wood was left. Sometimes only a flap was cut, slightly lengthened by tearing. In a few cases a wound was made by boring. After inoculation with the fungus the wounds were covered with sterile moist cotton-wool, wrapped in rubber paper and tied with flattened raffia. Sometimes the cotton-wool was omitted.

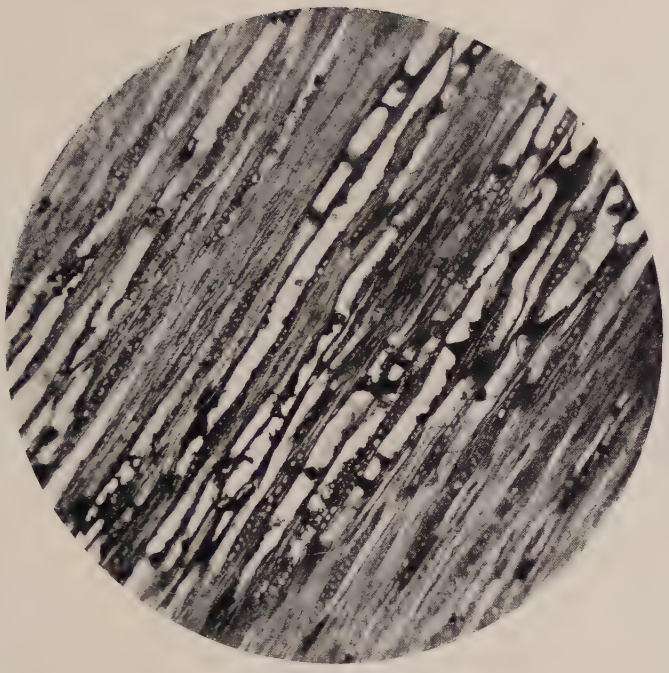


Fig. 1. Tangential section of the discoloured wood of naturally infected cherry branch ("Meikers" K from Heteren). Thyloses and a gum-like substance blocking up the wood vessels, × 50.

Fig. 2. Radial section of the same cherry branch as in Fig. 3. Hyphae of *Verticillium albo-atrum* within a wood vessel. × 190.

Thirty-five cherry seedlings growing in pots with a mixture of leaf-soil and sand were inoculated at the stem with a pure culture of *Verticillium albo-atrum*, isolated on March 14, 1921 from branch VII of cherry "Meikers" K at Heteren.

The inoculations were performed in 13 specimens between April 25 and May 2, in 22 on May 27.

Results. On June 18, 1921 the following symptoms manifested themselves in 28 of the 35 seedlings (80 %). The leaves began to wither, the edges slightly curling up in longitudinal direction. The sometimes quite limp leaves showed a red hue. The changes gradually decreased in intensity from the point of inoculation towards the top, the upmost leaf-blades often retaining their original colour. Where only one cut had been made, a one-sided affection could be observed. The withering increased gradually. Several of the seedlings shed their leaves already in August from the point of inoculation upwards.

Almost 100 % (21) of the 22 inoculations performed on May 27 yielded positive results after 3 weeks. In the course of 1921 seven of these trees died, the dying process starting at the top. Close above or below the point of inoculation a number of suckers developed on such diseased or dying specimens.

The fungus was re-isolated from 16 of the seedlings.

The controls remained in good condition, the wood did not yield any Verticillium.

In one of the inoculated seedlings Verticillium had infested the host plant over a distance of more than 40 cm. in the course of 3 weeks. On microscopic examination the presence of mycelium was detected in the spring wood vessels of the two-year-old stem, in the vessels of the one-year-old shoot up to the top, and in the petiole vessels of one of the lower leaves. The mycelium was abundantly present in the wood vessels of the stem, gum was rarely found, here and there a medullary ray cell was browned.

Sections of another specimen were made in August. Within the wood vessels of the stem hyphae trailing along the wall and spore-formation of Verticillium occurred, at other places gum and thyloses were found.

All the sections, also the apical ones, of a tree that had been inoculated only on one side, contained mycelium and gum exclusively in one half.

Six seedlings with unmistakable symptoms of Verticillium-wilt were placed under horizontal glass plates on June 18, '21, for the purpose of keeping three of them as dry, the others as moist as possible. Nevertheless the phenomena of dying were to be seen in both groups.

Inoculations of 1922.

In this year a great many inoculations were carried out in one-year-old cherry seedlings, with a view to ascertaining the following points:

1. comparison of the pathogenic character of *Verticillium albo-atrum* (cherry), *Verticillium albo-atrum* (potato) and *Verticillium Dahliae* (potato). (Experiment I)

2. influence of the date of stem-, root-, and soil inoculations on the appearance of Verticilliosis. (Experiment II)

The seedlings used for the first experiment came from Lottum (Limburg), those for the second experiment from Opheusden. The second set was raised on sandy soil near Rhenen (Utrecht).

All the seedlings were planted in pots with a mixture of leaf-mould and sand, the soil had been previously boiled for half an hour. Unless the pots came straight from the pottery, they were subjected to a similar disinfecting treatment. It may be assumed that the process described kills Verticillium, if present, since a pure culture of this fungus boiled with water for ± half an hour, did not develop any more after transference to sterilized potato stem.

The seedlings intended for root- and soil inoculations were grown in small pots till the day of treatment, and then transferred to larger pots.

Experiment I.

M e t h o d s. After cleaning the roots with water, and the stems with mercuric chloride 2‰ and water, the following procedure was applied in both cases: wounding by two tangential cuts, inoculation with pure cultures of Verticillium on cherry agar slants, wrapping up in sterile moist cotton-wool, rubber paper, and tying with flattened raffia. Control seedlings were treated in the same way with sterile cherry agar.

The stem- and root inoculations were carried out in May and June with the following Verticillium cultures:

Verticillium albo-atrum (cherry), isolated Febr. 1922 from a diseased cherry seedling inoculated in 1921.

„ „ ("Meikers"), isolated on May 26, 1922 from "Meikers" VIII 12 at Heteren.

„ „ (potato), isolated Febr. 1922 from a potato tuber.

Verticillium Dahliae (potato), isolated in 1921 from a potato plant.

Re-isolation of Verticillium took place from cut lateral branches.

Results of the Stem Inoculations.

Verticillium albo-atrum (cherry) or ("Meikers"):

15 of the 17 inoculated seedlings (88 %) showed the disease towards the end of June and the middle of July.
Period of incubation: 2—7½ weeks.
Verticillium was re-isolated from 12 specimens.

Verticillium albo-atrum (potato):

9 of the 12 inoculated seedlings (75 %) showed the disease at the end of June and July.
Period of incubation: 2½—8 weeks.
Verticillium was re-isolated from 6 specimens.
3 trees began to die at the top Aug. and Sept., 1 was quite dead above the inoculation-cut in Aug.

Verticillium Dahliae (potato):

10 of the 13 inoculated seedlings (77 %) showed the disease at the end of June, July, and in the middle of Aug. (2).
Period of incubation: ± 2½—7½ weeks.
Verticillium was re-isolated from 2 specimens.
1 tree had died at the top in Sept.

Results of the Root Inoculations.

Verticillium albo-atrum (cherry) or ("Meikers"):

5 of the 12 inoculated seedlings (42 %) showed the disease at the end of June and July.
Period of incubation: 2—9 weeks.
Verticillium was re-isolated from 3 specimens.

Verticillium albo-atrum (potato):

6 of the 14 inoculated seedlings (43 %) showed the disease in July and in the middle of August.
Period of incubation: 2½—9 weeks.
Verticillium was re-isolated from 3 specimens.
1 tree was dead on Sept. 20.

Verticillium Dahliae (potato):

7 of the 12 inoculated seedlings (58 %) showed the disease at the end of June and July.
Period of incubation: 4—9 weeks.
Verticillium was re-isolated from 1 specimen.

Four weeks after stem inoculation with Verticillium ("Meikers") in 2 trees the fungus was re-isolated from the top, 51—63 cm. above the point of inoculation. A similar inoculation with *Verticillium albo-atrum* (potato) taught that the fungus had spread over a distance of 61 cm. in 19 days.

Finally stem inoculations showed the virulence of *Verticillium albo-atrum* ("Bieskers"), "Eijsdensche kers"), and ("Spaansche

kers"). Rather old pure cultures of *Verticillium albo-atrum* obtained from cherry trees as early as 1920 proved to be still virulent in 1922.

For the controls compare p. 49.

Experiment II.

Methods. The inoculation of the soil requiring a considerable quantity of pure culture of Verticillium, the fungus was multiplied as quickly as possible by pouring a spore-suspension over sterilized chopped potato tubers in large tubes. After some time the nutrient blocks were luxuriantly overgrown with the fungus. When a cherry seedling was transplanted, two or three tubes were filled with water, the spore-suspensions sprinkled over the lower layers of soil in the neighbourhood of the roots, and the remaining contents of the tubes mixed with the rest of the soil.

On eleven dates from Febr. 15 till Sept. 22 four cherry seedlings were subjected to stem-, three to root-, and four to soil inoculation with *Verticillium albo-atrum* (cherry) and the same number was similarly treated with *Verticillium albo-atrum* (potato). The method of stem- and root inoculation is described on p. 46. Five controls were inoculated with sterile cherry agar at the stems and 4 at the roots; 8 controls were simply transplanted into larger pots without any further manipulation.

The fungi were re-isolated from cut lateral branches.

On April 15 the buds began to expand and some young roots developed. On May 1 these two processes were very clear and on May 15 the root-system had reached such a density that roots and soil formed a cohering clot, when the plant was unearthed.

Results. Tables XI and XII show that 100 % of the stem- and root inoculations, both with *Verticillium albo-atrum* (cherry) and with *Verticillium albo-atrum* (potato), made on June 1, and 43 % of those made on May 15 developed distinct Verticilliosis-symptoms in July. Four of the seedlings died in September: 2 of them had been inoculated in the roots with Verticillium (cherry) and 2 with Verticillium (potato). In the root inoculations of July and August the symptoms were less pronounced.

Verticillium albo-atrum was re-isolated from several plants inoculated in June.

Table XIII shows that the soil inoculations with *Verticillium albo-atrum* (cherry) and (potato) from Febr. 15—May 15 had positive results. The original fungus was re-isolated from numerous specimens. The symptoms caused by both Verticillium-strains were identical:

a. One-year-old cherry seedling artificially infected May 1, 1922 by inoculating the soil with *Verticillium albo-atrum* (potato). The whole plant shows symptoms.
b. One-year-old cherry seedling artificially infected March 1, 1922 by inoculating the soil with *Verticillium albo-atrum* (potato). One of the two shoots developed symptoms, the top of the affected branch already dead.
c. Control plant.
Photographed Aug. 21, 1922.

The seedlings were attacked either entirely (Pl. XIII a) or uni-laterally (Pl. XIII b). The leaves discoloured, especially those of the one-year-old shoots from their bases upwards. The laminae turned red-violet at the margins, which was first visible on the lower surface, but soon after also on the upper side. Red spots appeared between the lateral nerves, the leaves curling up along the midrib. Here and there the whole leaf-blades became more or less red, assuming a slanting or vertical position through the flaccidity of the petioles. Not only the petioles, but even the branches sometimes drooped, as is seen on Pl. XIII a. Then the leaves withered at the tips and at the edges; at last they quite shrivelled up, and soon fell off, or they remained hanging on the tree for some time in the shape of a cornet. The process of desiccation proceeded from below upwards. When a branch was perfectly bare, it often began to die at the top (Pl. XIII b). At different periods the symptoms sketched were successively observed in one and the same leaf, whereas at the same time all the symptoms described were seen in the different laminae from the base of the affected shoots towards their top. As soon as phenomena of decay occurred, suckers developed at the bottom of the cherries.

The plants inoculated in the stems and in the roots showed the same symptoms as described above. They were found only on one side of the seedling when the infection in one of the two cuts had failed.

The controls did not suffer from the wounds.

Examination of the Cherry Seedlings of Experiments I and II in 1924.

It has been stated that a few of the inoculated diseased seedlings died in 1922. By far the majority of the others did not show any symptoms of wilting after the year of inoculation. Often the lower lateral branches remained short, or died off at the top. Sometimes the stem too showed this second stage of disease. Below the dead twigs lateral shoots generally assumed their function.

In Aug. and Sept. 1924 the inoculated trees of Experiments I and II were sawn off at the base, and the discolouring of the wood in the different shoots was examined. The controls and the inoculations with negative results had no discoloured wood. In the others the wood of 1922 was generally browned, the annual rings of 1923 and 1924 not showing a single brown stipple. Sometimes, when the wood of 1922 was badly affected, that of 1921 was also discoloured. The browning of annual ring 1922 could mostly

TABLE XI. — *Stem inoculations on one-ye*

No. of infected seedling	Date of inoculation	*Verticillium albo-atrum* (cherry)			
		First symptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Discolouring of the wood, 1924	Re-isolati Verticilliu 1924
1 *a*	Febr. 15		—	a.r. '22 of sh. '21 and 1 lat. sh.	
b	„		—	—	
c	„		—	—	
d	„		—	—	— sh.
2 *a*	March 1		—	—	— sh.
b	„		—	—	
c	„			—	
d	„		—	—	— sh.
3 *a*	March 15		died early		
b	„		—	—	
c	„		+ (slight)	a.r. '22 at the base of sh. '21	— sh.
d	„			—	— sh.
4 *a*	Apr. 1		+ ?	—	
b	„		—	—	
c	„		—	—	
d	„		+ ?	—	— sh.
5 *a*	Apr. 15		+ ?	—	
b	„		+ ?	—	— sh.
c	„		+ ?	—	
d	„		—	—	
6 *a*	May 1		+ ?	—	— sh.
b	„		—	—	
c	„		—	—	
d	„		—	—	— sh.
7 *a*	May 15		—	—	
b	„	July 11	±	± —	+ sh. '21 a.r.
c	„	July 11		a.r. '22 of sh. '21 and '22	+ sh. '22 a.r.
d	„		+	died off	
8 *a*	June 1	July 11	+	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	+ sh. '21 a.r.
b	„	July 11	+	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	— sh.
c	„	July 11	+	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	— sh.
d	„	July 11	+	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	+ sh.
9 *a*	July 3		leaf-discolouration due to the cutting off of the apical twigs on account of aphid attack	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	— sh.
b	„			a.r. '22 of sh. '21	— sh.
c	„			a.r. '22 of sh. '21 and '22 (1 lat. sh.)	— sh.
d	„			a.r. '22 of sh. '21	+ sh.
10 *a*	Aug. 1		—	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	— sh.
b	„		—	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	— sh.
c	„		—	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ sh. '22 a.r.
d	„		+ (slight)	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 4 lat. sh.	+ sh. '22 a.r.
11 *a*	Sept. 22			a.r. '22 of sh. '21	— sh.
b	„			a.r. '22 of sh. '21 and the base of sh. '22	— sh.
c	„			a.r. '22 of sh. '21	
d	„			± —	

a.r. = annual ring sh. = shoot. lat. sh. = lateral shoot

ry seedlings between Febr. 15—Aug. 1, 1922.

Verticillium albo-atrum (potato)

First ıptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Re-isolation of Verticillium in 1922	Discolouring of the wood, 1924 (Sept.)	Re-isolation of Verticillium in 1924
	—		—	
	—		—	
	—		—	
	+ ?		—	
	-		—	
	+ ?		—	
	+ ?		—	
	—		—	
	—		—	
	—		—	
	+ ?		—	
	—		—	
	+ ?		—	
	+		a.r. '22 of sh. '21 and 1 lat. sh. (very slight)	
	+ ?		—	
	—		—	
	—		—	
	—		—	
	—		—	
	+ ?		—	
	—		—	
	+ ?		—	
	+ ?		died off a.r. '22 of sh. '21 and 2 lat. sh. (slight)	
			a.r. '22 of sh. '21 and '22 (very slight)	
July 24	+		a.r. '22 of sh. '21 and '22	
July 11		+ Aug. 9	a r. '22 of sh. '21 and '22	
July 11		+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21 and '22	
June 30		+ June 30	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
July 11		+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
	leaf-discolouration due to the cutting off of the apical twigs on account of aphid attack		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ sh. '21 from a.r. '22
			a.r. '22 of sh. '21 and '22	+ sh. '22
			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	+ sh. '22
			a.r. '22 of sh. '21 and 1 lat. sh.	
	—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	— sh. '22
	—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	+ sh. '22
	+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ sh. '22 from a.r. '22
ug. 15 (?)	+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	
			a.r. '22 of sh. '21	
			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	— lat. sh.
			—	
			a.r. '22 of sh. '21	

TABLE XII. — *Root inoculations on one-ye*

No. of infected seedling	Date of inoculation	*Verticillium albo-atrum* (cherry)			
		First symptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Re-isolation of Verticillium in 1922.	Discolouring of the wo 1924 (Aug.)
1 *a*	Febr. 15		—		—
b	„		—		—
c	„		—		—
2 *a*	March 1		—		—
b	„		—		—
c	„		—		—
3 *a*	March 15		—		—
b	„	Aug. 15 (?)	+		a. r. '22 of sh. '21 and '22 2 lat. sh.
c	„		—		—
4 *a*	Apr. 1		—		—
b	„		+ ?		—
c	„		+ ?		—
5 *a*	Apr. 15		died early		
b	„	July 11	top died off		a. r. '22 of sh. '21 and '2
c	„		—		—
6 *a*	May 1		—		a. r. '22 of sh. '21 and '2
b	„		—		—
c	„		—		a. r. '22 of sh. '21 and '2
7 *a*	May 15		—		a. r. '22 of sh. '21 and '2
b	„				a. r. '22 of sh. '21 and '2 1 lat. sh.
c	„		+ ?		—
8 *a*	June 1	June 30	killed	+ June 30	
b	„	July 11	killed	+ July 22	
c	„	July 11	+		a. r. '22 of sh. '21 and '2
9 *a*	July 3	Aug. 2	+		a. r. '22 of sh. '21 and '2 2 lat. sh.
b	„	July 24 (?)	+		a. r. '22 of sh. '21
c	„		Died off (probably suffered from transplanting)		
10 *a*	Aug. 1				a. r. '22 of sh. '21 and '2 3 lat. sh.
b	„		—		a. r. '22 of sh. '21 and the of sh. '22
c	„		—		a. r. '22 of sh. '21
11 *a*	Sept. 22				a. r. '22 of sh. '21
b	„				a. r. '22 of sh. '21 and '22
c	„				a. r. '22 of sh. '21 and '22

y seedlings between Febr. 15—Aug. 1, 1922.

	Verticillium albo-atrum (potato)				
e-isolation Verticillium in 1924	First symptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Re-isolation of Verticillium in 1922	Discolouring of the wood, 1924 (Aug.)	Re-isolation of Verticillium in 1924
				—	
		—			
		—		—	
		—		—	
— sh. '21		died early			
				a. r. '22 of sh. '21 and 2 lat. sh.	— sh. '21
		—		—	— sh. '22
— sh. '22				—	
sh. '21 from a. r. '22					
		—		—	— sh. '22
— sh. '22		—		—	
— sh. '21				—	
		—		sh. '21	— sh. '21
	July 11 (?)			a. r. '22 of sh. '21 and '22	— sh. '21
sh. '21 from a. r. '22				—	
		+ (slight)		a. r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat sh.	— sh. '22
— sh. '22		—		—	
				—	
+ sh. '22		died early			
— sh. '22	July 11	+		a. r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	+ sh. '21 from a. r. '22
— sh. '22	July 11	killed	+ July 22		
— sh. '22	July 11	+		a. r. '22 of sh. '21 and 2 lat. sh.	+ sh. '21 from a. r. '22
	July 11	+	+ Aug. 9	a. r. '22 of sh. '21 and '22	
	July 11	killed	+ Aug. 9		
+ sh. '21 + sh. '22	July 11	+	+ Aug. 9	a. r. '22 of sh. '21 and '22	
+ sh. '22 m a. r. '22	July 24	+		a. r. '22 of sh. '21 and '22	+ sh. '22 from a. r. '22
— sh. '21		—		a. r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	+ sh. '21 — sh. '22
	July 24 (?)	+		a. r. '22 of sh. '21	
+ sh. '22	Aug. 15 (?)	+ (slight)		a. r. '22 of sh. '21 and '22	
+ sh. '21 m a. r. '22	Aug. 15 (?)	+		a. r. '22 of sh. '21 and '22	— sh. '22
— sh. '21	Aug. 15 (?)	+		a. r. '22 of sh. '21 and '22	
— sh. '21				a. r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	— lat. sh.
+ sh. '22 — sh. '21				a. r. '22 of sh. '21 and '22 —	— sh. '21

TABLE XIII. — *Soil inoculations on one-yea*

No. of seedling	Date of inoculation	*Verticillium albo-atrum* (cherry)			
		First symptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Re-isolation of Verticillium in 1922	Discolouring of the wood, 1924 (Sept.)
1 *a*	Febr. 15		+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
b	„	July 24		+ July 24	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
c	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
d	„		+		a.r. '22 of sh. '21 and '22
2 *a*	March 1		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22
b	„	July 11	+	+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21 and '22
c	„	July 11	+	+ July 22	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
d	„	July 24			a.r. '22 and '23 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
3 *a*	March 15		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh
b	„	July 11		+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
c	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22
d	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22
4 *a*	Apr. 1	July 11	+		a.r. '22 and '23 of sh. '21, '22 and '23 and 5 lat.
b	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22
c	„	July 11			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
d	„	July 11		+ July 12 (± 70 cm. above ground)	
5 *a*	Apr. 15	Aug. 2			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
b	„		—		a.r. '22 and '23 of sh '21, '22 and '23
c	„	July 11			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.
d	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
6 *a*	May 1		—		—
b	„		+		a.r. '22 of sh. '21 and 2 lat. sh.
c	„	Aug. 15			a.r '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.
d	„	July 11			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
7 *a*	May 15		+		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.
b	„		—		a.r. '22
c	„		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22
d	„		—		a.r. '22 of sh. '21
8 *a*	June 1		—		—
b	„		+		Died off
c	„		+		a.r. '22 of sh. '21 and '22
d	„		+		a.r. '22, '23 and '24 of sh. '21, '22 and '23
9 *a*	July 4		—		—
b	„		—		—
c	„		—		a.r. '23 of sh. '21, '22 and '23 and 2 lat. sh.
d	„		—		—
10 *a*	Aug. 1		—		—
b	„		+		a.r. '22 of sh. '21 and 1 lat. sh.
c	„		—		—
d	„		+ ?		
e	„		—		
f	„		+ ?		
g	„		+ ?		
11 *a*	Sept. 22				—
b	„				—
c	„				a.r. '23 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.
d	„				

ry seedlings between Febr. 15—Aug. 1, 1922.

	Verticillium albo-atrum (potato)				
e-isolation Verticillium in 1924	First symptoms appeared:	Symptoms on Sept. 20	Re-isolation of Verticillium in 1922	Discolouring of the wood, 1924 (Sept.)	Re-isolation of Verticillium in 1924
sh. '22 from a.r. '22				a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	+ lat. sh.
sh. '21 from a.r. '22		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	
sh. '22 from a.r. '22					
h. '23 + root — sh. '21	July 11	+		a.r. '22 of sh '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ sh. '21 — sh. '22 — sh. '23
sh. '22 from a.r. '22	July 24	+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ lat. sh.
— sh. '21	July 11			a.r. '22 and '23 of sh. '21, '22 and '23 and 2 lat. sh.	+ a.r. '23
	July 24	+	+ July 22	chiefly a.r. '22	+ sh. '23
sh. '21 from a.r. '22				a.r. '22 of sh. '21	
sh. '22 from a.r. '22 — sh. '23					
				a.r. '22 of sh. '21	
	July 24	+	+ July 24	a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
	July 11	+	+ July 24	a.r. '22 of sh. '21 and 2 lat. sh.	
	July 11	+	+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21 and '22	+ sh. '21 and '22 — sh. '23 and '24
— sh. '22		—		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	— sh. '22
— sh. '23				a.r. '22	
				a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
	Aug. 15	+		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	+ sh. '21 from a.r. '22
				a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
— sh. '22				—	
root — sh. '22				a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 3 lat. sh.	
— sh. '22	July 11			a.r. '22 of sh. '21	
	Sept. 20			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	+ sh. '22 from a.r. '22
		+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	
	Sept. 20			a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	
sh. '22 from a.r. '22					
sh. '22 from a.r. '22	July 24	+	+ July 24	a.r. '23 of 2-year-old lat. sh.	+ sh. '23
+ sh. '22	Aug. 9	+	+ Aug. 9	a.r. '22 of sh. '21, sh. '22 dead	+ sh. '22 from a.r. '22 — sh. '23 — lat. sh.
				a.r. '22 of sh. '21 and '22	
+ sh. '21				a.r. '22 of sh. '21	
		—		—	
		+		a.r. '22 of sh. '21 and '22	
		+ ?		—	
sh. '21, '22 and '23		+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 and '22 and 2 lat. sh.	
sh. '22 from a.r. '24		+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 (slight)	
h. '23 — root — sh. '24					
		—		a.r. '23 of sh. '21 and '22 and 1 lat. sh.	- sh. '21
		+ ?		—	
+ sh. '21	July 24	+ (slight)		a.r. '22 of sh. '21 (slight)	— sh. '22
		—		—	
		+ ?		a.r. '22, '23 and '24 of sh. '21, '22, '23 and '24	+ sh. '21 + sh. '23 — sh. '24
		--		a.r. '22 and '23 of sh. '21 and '22	
		—		a.r. '22 and '23 of sh. '21, '22 and '23	+ sh. '22 — sh. '23
				—	
				-	
+ sh. '22				-	
				—	

be followed into shoots '21 and '22 of the stem, and into the lower lateral branches. (Pl. XIV, fig. 1). The shoots of '23 and '24 were perfectly healthy. Sometimes only shoot '21 was affected, in this case the infection had not advanced; therefore these specimens were not taken into account.

On microscopic examination gum, thyloses, and mycelium were observed in annual ring 1922 of shoots '21 and '22. By cultural methods Verticillium was obtained from both shoots out of the vessels of 1922 (Pl. XIV, fig. 2).

In Experiment II the stem inoculations made from Febr. 15—May 15 produced no discolouring of the wood, those of May 15 a slight, those of June 1, July 3, and Aug. 1 a stronger, and those of Sept. '22 again a slighter browning (Table XI). As regards the root inoculations made from Febr. 15 to May 15, some of March. April, and May 1 appeared to be affected, those on later dates regularly showing browning of the wood (Table XII).

It follows that in general only the inoculations after May 15 were successful. The seedlings treated on June 1 suffered badly from the disease, while later on the internal symptoms developed strongly, but the external ones were less pronounced.

The soil inoculations of Febr. 15—May 15 resulted in discolouring of the wood, whereas those of later dates produced no discolouring or a slight one in annual ring 1922 (Table XIII).

Of the stem and root inoculations of Experiments I and II combined, 121 cherries had browned wood. In all of them except two only annual ring 1922 was diseased. In one stem inoculation with *Verticillium albo-atrum* (potato) the annual rings '22, '23, and '24 were browned, in another with *Verticillium Dahliae* (potato) wood discolouring appeared in the rings '22 and '23. The latter exhibited the external symptoms of disease also in 1923.

Of the 61 diseased seedlings in pots with inoculated soil 6 were affected in annual rings '22 and '23, 2 in annual rings '22, '23 and '24, and 3 in annual ring '23. The rest had discoloured wood of 1922.

Hence 169 of the 182 inoculations, i. e. 93 %, exhibited a wood discolouring restricted to annual ring 1922. Some plants in inoculated soil were also diseased in '23 and '24. Evidently the roots growing in infected soil may be attacked every year anew. The two exceptional cases of the cherries inoculated in the stem and showing browning of the wood in more than one annual ring may probably be accounted for in this way that the roots growing through the opening of the pot were exposed to new natural infection from the surrounding soil. The garden was infected with Verticillium, since the fungus was isolated from some weeds.

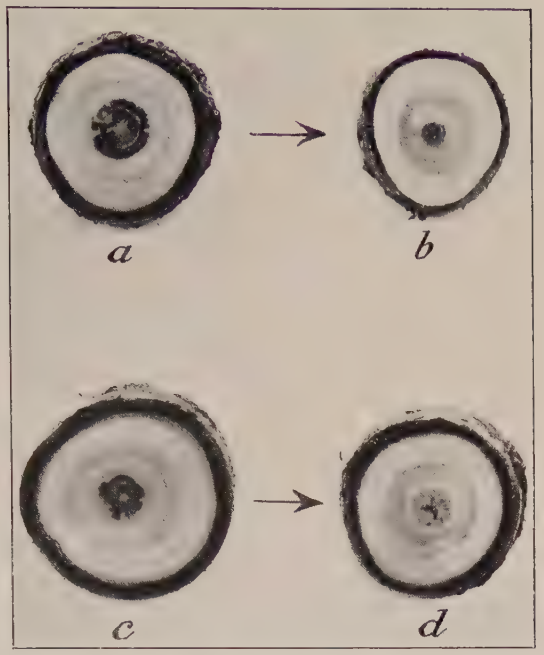


Fig. 1. Cross-sections of the stems of two young cherry trees artificially infected Febr. 15, 1922 by inoculating the soil with *Verticillium albo-atrum* (potato).
a. and c. shoots 1921 : browning of the woody tissue in the annual rings '21 and '22.
b. and d. shoots 1922 : browning of the woody tissue in the annual ring '22, Photographed Sept. 1924.

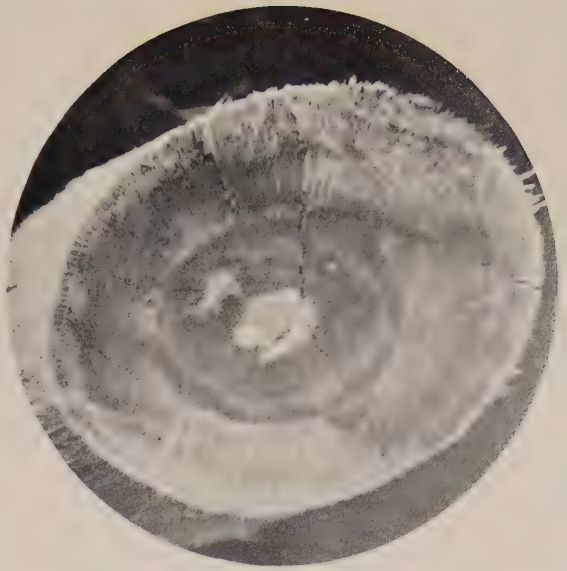


Fig. 2. Wood-disc of the 3-year-old shoot of a young cherry tree artificially infected April 15, 1922 by inoculating the soil with *Verticillium albo-atrum* (potato). The woody tissue was transferred Sept. 17, 1924 under aseptic conditions to cherry agar in a Petri dish. Verticillium developed from the vessels of annual ring 1922.
Photographed Sept. 20, 1924.

Reviewing what has been said we arrive at the conclusion that cherry trees, in which Verticillium has penetrated the spring wood vessels of the trunk at the end of May or the beginning of June, are very seriously affected, and may possibly die. If the infection is less severe, wilting and discolouring of the wood will, indeed, occur, but unless the roots are infected anew, the wood cylinders of the following years remain healthy. The lower branches, which suffered most severely during the year of attack, are often stunted, their tops often die, but new shoots with healthy wood take the place of the old ones. Infected cherries may outgrow the disease.

§ 4. SOURCES OF INFECTION IN CHERRY ORCHARDS.

The positive results of the stem-, root-, and soil inoculations with Verticillium (potato) suggest that the source of infection in the cherry orchards of the "Betuwe" may be the potatoes which, as was already stated, are cultivated under the cherry trees for several successive years. Verticillium-wilt frequently occurring among potatoes, the chance is very great that the soil in the orchards gets infested with the fungus in question. *Verticillium albo-atrum* was isolated from potatoes growing under the cherry trees of different orchards (cf. Table VI). According to a grower a set of trees, planted at the same time in two different orchards, one with, and another without potato inter-crop, showed the disease only in the former case.

Though Verticillium-wilt was not observed by the author among cherry trees outside the "Betuwe", it may be expected to occur also in other cherry districts, especially in those where the trees are inter-cropped with potatoes. From reports of horticultural experts the following data were obtained. In the south-eastern part of the province of Utrecht almost exclusively the cherry variety "Meikers" is grown, usually alternating in the orchards with apple trees. For about 9 years the inter-crop consists of: oats, beans, peas, potatoes, beets, clover, and afterwards grass. In the neighbourhood of Uden (Noord-Brabant) mostly the varieties of "Udensche Zwarte" and "Udensche Spaansche" are met with. In these orchards permanently agriculture is practised, the most frequent crops are: potatoes ("Industrie" and "Roode Star"), buckwheat, oats, beans.

In the orchard at Elst (A) a second and perhaps even a third source of infection deserves attention. When the soil of the tomato house was renewed, the discarded soil was thrown into the orchard. In 1921 the tomatoes suffered from Verticilliosis, as appeared from the typical symptoms and the isolation of the fungus

in question. Very probably *Verticillium albo-atrum* (tomato) had been conveyed to the orchard with the greenhouse soil. The injurious effect of this fungus on cherries is illustrated by Pl. XV, fig. 2. Some years before the same method had been followed when renewing the soil of a cucumber house. This procedure is also dangerous, since *Verticillium albo-atrum* (cucumber) appears to be virulent to cherry (Table XIX).

Not only in the orchards, but also in the nurseries potatoes are often cultivated between the cherry trees. At Opheusden potatoes, beets, and French beans are planted between the seedlings in the first and second years, the field having been planted originally mostly with potatoes and beets. In one of the nurseries Verticillium was obtained from wilting potatoes growing under young cherries.

Though so far the author has not succeeded in detecting Verticillium-wilt among the cherries in the nurseries, the communications of some nursery-men suggest the possibility of occurrence in the stocks. Rather late in the summer a grower (in Limburg) had observed a reddish purple discolouration of the leaves of some well-grown cherry seedlings one year old. These trees shed their leaves pretty soon, and died the same or the next year.

Probably the principal source of infection of an orchard must not be looked for in the nursery, but in the orchard itself.

§ 5. VERTICILLIOSIS OF PRUNUS MAHALEB.

Very clearly Verticillium-wilt was observed in a cherry-wildling *Prunus Mahaleb* L., which is only rarely used as stock in our country. The plants had come from Orleans as one-year-old seedlings, and had been planted in the experimental garden of the "R. K. Tuinbouwbond" at Breda in 1921 on a spot where previously potatoes had been cultivated. The soil may, therefore, have been infected with Verticillium. Making a perfectly healthy impression in the middle of July, they were budded in the course of this month. In August 3 of the 200 trees exhibited symptoms of Verticilliosis: one-sided affection, the somewhat curled leaves flaccid or quite withered, while the leaf-blades at the base of one of the branches had yellowed.

The trees were sent to Wageningen on Sept. 1, 1921, where the two most seriously affected specimens were examined directly, the third after a lapse of two weeks. With one exception none of the "eyes", had developed. In general discolouring of the wood in the stem was observed both under and above the buds. The wood of 1921 appeared to be affected as far as in the shoots of

1921. *Verticillium Dahliae* was isolated from stem, one-year-old shoots, main root and lateral roots.

In microscopic sections of one of the trees mycelium, especially trailing along the walls, gum, thyloses, and also spores were observed within the wood vessels. It appeared from the cross-sections of the stem under the budded part that in accordance with the macroscopic observations the mycelium, was chiefly present in the spring wood vessels of 1921.

§ 6. VERTICILLIOSIS OF MORELLO.

Finally Verticillium-wilt was observed in some morellos (*Prunus Cerasus austera* Ehrh.) at Maasbracht (near Roermond) (cf. p. 14). In 1917 100 trees of the variety "Noordkers" grafted on *Prunus Mahaleb* were planted. In July 1921 three specimens exhibited the Verticilliosis-symptoms, they died and were unearthed. In 1922 the disease broke out again in 3 plants standing next to each other. On June 30, '22 some material of these was sent to Wageningen:

1. a forked branch, from the discoloured wood of which *Verticillium Dahliae* was isolated.

2. the top of a trunk with the bases of the branches. The various cross-sections were characterized by the typical discolouring of Verticilliosis extending into the last annual ring of the trunk. The scar of a branch that had been previously removed may be considered as an indication that the disease had already manifested itself earlier. The plot of the morellos had originally not been cultivated, and for some years past only grass had been grown on it.

§ 7. OTHER DISEASES IN CHERRY ORCHARDS WHICH MAY BE CONFUSED WITH VERTICILLIUM-WILT.

A premature discolouration of the leaves is also mentioned in the frequent descriptions of the "Kirschbaumsterben am Rhein" (Aderhold: 1903, Störmer: 1909). The typical internal symptoms of Verticilliosis are, however, not recorded, nor was Verticillium ever isolated. According to Aderhold the disease is to be attributed to *Valsa (Cytospora) leucostoma*, which enters through cortical wounds. Störmer claims that bacteria cause a primary infection and that *Valsa leucostoma* acts as a secondary parasite.

About 1900 the disease assumed a serious character, but experts at Geisenheim and Camp am Rhein have informed the author that of late years only few cases were found.

The death of cherry trees at Uden (Noord-Brabant) is often caused by *Armillaria mellea*. The stocks, when growing in the woods, may already be infected with the fungus (Westerdijk:

TABLE XIV. — *Cross-inoculations with Verticil*

Verticillium isolated from:	Inoculated plants	Place of inoculation	No. of inoculated plants	Results
Abelmoschus esculentus	*Gossypium herbaceum*	hypocotyl	20	+ (80 %
" "	*Solanum melongena*	"	7	+ (85 %
Acer rubrum	*Berberis*	stem and root	3	
" "	*Solanum melongena*	" " "	4	—
Antirrhinum sp	*Abelmoschus esculentus*	hypocotyl	22	+ (45 %
"	*Solanum melongena*	"	5	+ (80 %
Aralia cordata	*Solanum melongena*	underground part of the stem	15 + 10	+ (40 %) + (70 %
Berberis	*Solanum melongena* (seedling)	root	6	+
"	*Acer*	stem	3	+ (2)
Cucumis Melo	*Solanum tuberosum*			+
Cucumis sativus	*Solanum tuberosum*	soil		+
" "	*Solanum Lycopersicum*			+
" "	*Lathyrus odoratus*			+
Cherry	*Solanum tuberosum*	stem		+
"	*Cucumis sativus*			+
Lathyrus odoratus	*Solanum Lycopersicum*			+
" "	*Cucumis sativus*			+
Solanum Lycopersicum	*Solanum tuberosum*	stem	12	+
" "	*Solanum melongena*	"	12	+
" "	*Antirrhinum* sp.	"	12	+
" "	*Cucumis sativus*	"	12	+
" "	*Acer* sp. (seedlings)	"	12	+
" "	*Gossypium herbaceum* (seedlings)	"	12	+
" "	*Capsicum* sp. (seedlings)	"	12	+ (slow gress)
" "	*Ulmus* sp. (seedlings)	"	6	
" "	*Lathyrus odoratus*			+
" "	*Solanum tuberosum*			+
" "	*Abelmoschus esculentus*	hypocotyl	19	+ (36
Solanum melongena	*Berberis* (seedlings)	root	4	+
" "	*Acer*	stem	3	+ (2)
" "	*Lycopersicum esculentum*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	*Lycopersicum pimpinellifolium*	soil (naturally infected)	1 -6	+
" "	*Solanum tuberosum*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	" *carolinense*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	" *rostratum*	soil (naturally infected)	1 -6	+
" "	" *integrifolium*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	" *torvum*	soil (naturally infected)	1 -6	+
" "	" *eleagnifolium*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	" *marginatum*	soil (naturally infected)	1 -6	+
" "	" *pyraconthum*	soil (naturally infected)	1—6	+
" "	" *Lycopersicum*			—
" "	*Capsicum* sp. (pepper plants)			—
Solanum tuberosum	*Solanum melongena*	stem and root	4	1 disea
" "	*Acer*	stem	3	—
" "	*Cucumis sativus*	"		+
" "	" *Melo*			+
" "	*Solanum Lycopersicum*			+
" "	*Abelmoschus esculentus*	soil	60	+ (55 %

tioned by various authors.

Incubation period	Re-isolation of Verticillium	Controls		Literature
		No.	Condition	
	+		healthy	Carpenter (1918)
				Carpenter (1918)
		3	„	Jagger & Stewart (1918)
		5	„	Jagger & Stewart (1918)
				Carpenter (1918)
	+		„	Carpenter (1918)
15 days		30	„	Weimer (1923)
	+	3	„	Jagger & Stewart (1918)
				Jagger & Stewart (1918)
				Van der Lek (1918b)
				Van der Lek (1918a)
				Bewley (1922)
				Bewley (1922)
				Van der Lek (1918b)
				Van der Lek (1918b)
				Bewley (1922)
				Bewley (1922)
14 days	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
10 days	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
9 days	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
12 days	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
16 days	+	12	„	Bewley (1920 and 1922)
30 days		12	„	Bewley (1920 and 1922)
wilting after 4 months, inoculated plants smaller than controls	+ 5 cm. above point of inocul.	6	„	Bewley (1920 and 1922)
				Bewley (1922)
				Van der Lek (1918b)
				Carpenter (1918)
1 month				Jagger & Stewart (1918)
				Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
	+			Jagger & Stewart (1918)
				Haenseler (1923)
				Haenseler (1923)
	+			Jagger & Stewart (1918)
				Jagger & Stewart (1918)
				Van der Lek (1918a)
				Van der Lek (1918b)
				Van der Lek (1918b)
				Carpenter (1918)

1916). In 1922 the author observed the great damage caused by *Armillaria mellea* in a cherry orchard near "Kruispunt Beugen" (Limburg), which was planted on fir soil.

CHAPTER VI. — CROSS-INOCULATIONS.

§ 1. LITERATURE.

The cross-inoculations described in the literature and collected in Table XIV had nearly all positive results: a Verticillium-strain is not confined to one host, but may attack a number of plants, belonging systematically to different species, genera, families, orders, even sub-classes.

§ 2. AUTHOR'S EXPERIMENTS.

Various cross-inoculations were performed in order to compare the pathogenic character of *Verticillium Dahliae* with that of *Verticillium albo-atrum*.

Stem Cross-Inoculations.

Methods. In 1922 the following plants were raised in disinfected pots filled with boiled soil (cf. p. 46): *Aconitum Napellus* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Phlox decussata* Hort., *Solanum tuberosum* L., one-year-old cherry seedlings, *Solanum Lycopersicum* Trn., and *Cucumis sativus* L. Pieces of the rhizomes or tubers of monkshood, lupine, phlox, and potato were planted separately in small pots, for the purpose of studying the original state of health of the material used.

The plants were inoculated at the base of their stems with pure cultures of:

Verticillium Dahliae (Prunus Mahaleb), isolated in 1921,
" " *(Lupinus polyphyllus)*, " " 1921,
" " *(Aconitum Napellus)*, " " 1921,
" " *(Phlox decussata)*, " " 1921,
" " *(Papaver Rhoeas)*, " " 1921,
" " *(Solanum tuberosum)*, " " 1921 (from stem),
Verticillium albo-atrum (Solanum tuberosum), isolated in 1922 (from tuber),
" " *(Solanum Lycopersicum)*, isolated in 1921 and 1922,
" " *(Cucumis sativus)*, isolated in 1921,
" " (cherry), isolated in 1922 (from a diseased cherry seedling inoculated in 1921 and from "Meikers" VIII 12 at Heteren: May 26).

In all cases the fungus was introduced into a wound made to the depth of the vascular bundles. For the rest the procedure of inoculation was conducted in the way discussed on p. 46 for cherry seedlings; only the cotton-wool was omitted.

Results. The survey of the experiments is given in tabular form.

Summary of Table XV.

Aconitum Napellus.

Verticillium Dahliae:

12 of the 12 inoculated stems showed the disease (100 %).
Period of incubation ± 3 weeks.
Verticillium was re-isolated from 5 stems.

Verticillium albo-atrum:

7 of the 7 inoculated stems showed the disease (100 %).
Period of incubation ± 7 weeks.
Verticillium was re-isolated from 2 stems.

Summary of Table XVI.

Lupinus polyphyllus.

Verticillium Dahliae:

11 of the 12 inoculated stems showed the disease (92 %).
Period of incubation ± 3 weeks.
Verticillium was re-isolated from 5 stems.

Verticillium albo-atrum:

7 of the 7 inoculated stems showed the disease (100 %).
Period of incubation ± 4 weeks.
Verticillium was re-isolated from 4 stems.

The course of the disease was exactly the same in the two cases, only each stage was reached somewhat more quickly by the plants inoculated with *Verticillium Dahliae.*

It was remarkable, that ± July 25 Verticilliosis was also observed in a number of non-treated stems and leaves sprouting from the same rhizome. Both Verticillium-species were isolated from non-inoculated stems. Evidently the fungus had spread through the rhizome from the point of infection and had ascended from the root-stock into various aerial shoots and leaves. In lupine the disease bore a rather serious character especially in the plant inoculated with *Verticillium Dahliae (Phlox decussata)* (Pl. XV, fig. 1 ; ± 7 weeks after inoculation).

Summary of Table XVII.

Phlox decussata.

Verticillium Dahliae:

12 of the 12 inoculated stems showed the disease (100 %).
Period of incubation 3—4 weeks.
Verticillium was re-isolated from 6 stems.

Verticillium albo-atrum:

9 of the 10 inoculated stems showed the disease (90 %).

Period of incubation 3—4 weeks.

Verticillium was re-isolated from 4 stems.

The process of the disease was exactly the same for the two species. The plants suffered rather severely from the disease; they flowered, but the drooping clusters remained sometimes small. Also phlox showed the particularity that the two fungi spread through the root-stock, and affected by this way the non-inoculated stems, from which the fungi were isolated. On Oct. 16 all the controls still bore green leaves, whereas on this date most of the main stems of the inoculated plants were dying, new shoots developing at the bases.

Summary of Table XVIII.

Potato.

Verticillium Dahliae:

17 of the 24 inoculated stems showed the disease (71 %).

Period of incubation ± 4 weeks.

Verticillium was re-isolated from 6 stems.

Verticillium albo-atrum:

14 of the 14 inoculated stems showed the disease (100 %).

Period of incubation ± 2 weeks.

Verticillium was re-isolated from 4 stems.

Summary of Table XIX.

Cherry seedlings.

Verticillium Dahliae:

7 of the 18 inoculated stems showed the disease (39 %).

Period of incubation 2½ to more than 3½ weeks.

Verticillium was re-isolated from 2 stems.

Verticillium albo-atrum:

6 of the 6 inoculated stems showed the disease (100 %).

Period of incubation 2—3 weeks.

Verticillium was re-isolated from 2 stems.

The action of *Verticillium albo-atrum* was more intensive. On Pl. XV, fig. 2 one of the seedlings is figured ± 5 weeks after inoculation with *Verticillium albo-atrum* (tomato).

Summary of Table XX.

Tomato.

Verticillium Dahliae:

Of the 20 inoculated plants 2 were seriously, 16 slightly affected.

Verticillium was re-isolated from 5 plants.

Fig. 1. *Lupinus polyphyllus.*
a. Normal plant.
b. Inoculated May 22, 1922 at the base of two stems with *Verticillium Dahliae* (*Phlox decussata*). One of these stems was still present (on the right). The non-inoculated stems show also Verticilliosis. Photographed July 12, 1922.

Fig. 2. One-year-old cherry seedlings.
a. Inoculated June 6, 1922 at the base of the stem with *Verticillium albo-atrum* (tomato).
b. Normal plant.
Photographed July 12, 1922.

Verticillium albo-atrum:

11 of the 12 inoculated plants showed the disease (92 %).
Verticillium was re-isolated from 4 plants.

The symptoms were produced by both species, but the affection caused by *Verticillium Dahliae* was less serious.

Summary of Table XXI.

Cucumber.

Verticillium Dahliae:

0 of the 20 inoculated plants showed the disease (0 %).
The results of cultural examination of 6 plants were negative.

Verticillium albo-atrum:

11 of the 12 inoculated plants showed the disease (92 %).
Period of incubation ± 2—4 weeks.
Verticillium was re-isolated from 4 plants.

After 1922 the disease appeared again especially in phlox and lupine, both Verticillium-species being re-isolated. Cultural examination taught that the root-stock was infected. Every year the aerial shoots growing from a diseased rhizome will show wilting.

Soil Cross-Inoculations.

Methods. The plants: *Lupinus polyphyllus, Phlox decussata, Solanum tuberosum, Solanum Lycopersicum,* and *Cucumis sativus* were inoculated in the same way as has been described for cherry seedlings on p. 48.

The inoculation material consisted of:

Verticillium Dahliae (Prunus Mahaleb),
" " *(Phlox decussata),*
" " *(Papaver Rhoeas),*
" " *(Solanum tuberosum).*
Verticillium albo-atrum (Solanum tuberosum),
" " *(Cucumis sativus),*
" " (cherry).

Results. It may be seen from Table XXII that Verticilliosis was produced by both Verticillium-species in lupine, phlox, and potato. *Verticillium albo-atrum* attacked 100 % of tomato and cucumber, whereas *Verticillium Dahliae* infected tomato but slightly, cucumber not at all.

Hence the soil inoculations yielded the same results as the stem inoculations: both Verticillium-species are virulent to the hosts discussed, only cucumber is resistant to *Verticillium Dahliae.*

TABLE XV. — *Aconitum Napellus L. inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated stems	First symptoms appeared:	Further development of symptoms (t = sympt. extended up to top of the plant)	Re-isolation of Verticillium	Controls			
							No.	Condition	No. of wounded stems	Condition of the wounded stems
Prunus Mahaleb		May 17	2	June 7 : 1 st.	June 22 : 2 st. (1 : t)	+	1	healthy	1 May 17	July 25 : some yellow basal leaves
Lupinus polyphyllus		May 17	2	June 7 : 2 „	June 22 : 2 st. (1 : ± t)	+ July 3	1	„	1 „ „	healthy
Aconitum Napellus	*Verticillium Dahliae*	May 17	2	June 7 : 2 „	June 22 : 2 st. (sympt. not much developed)		1	June 22 : some yellow basal leaves	1 „ „	June 22 : some yellow basal leaves
Phlox decussata		May 17	2	June 7 : 2 „	June 22 : 2 st.	+ July 25	1	healthy	1 „ „	healthy
Papaver Rhoeas		May 17 and 22	1 + 1	June 7 : 2 „	June 22 : 1 st. used for re-isol. 1 st. : t	+ June 13	1	„	1 „ „	„
Solanum tuberosum		May 17 and 23	1 + 1	June 7 : 2 „	June 22 : 2 st. (1 : ± t) July 25 : 2 st. : t.	+	1	„	1 „ 22	„
Solanum tuberosum		May 17 and 23	1 + 1		July 25 : 2 st.		1	„	1 „ „	„
Solanum Lycopersicum	*Verticillium albo-atrum*	May 17 and 23	1 + 1	June 13 : 1 „	July 25 : 2 st. : t	+ July 25	1	„	1 „ „	July 25 : some yellow basal leaves
Cucumis sativus		May 18	2		July 25 : 2 st. : 1/2 t		1	„	1 „ „	healthy
cherry		May 18	1		July 25 : 1 st. : t	+ July 25	1	„	1 „ „	„

TABLE XVI. — *Lupinus polyphyllus Lindl. inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium-species.	Date of inoculation	No. of inoculated stems	First symptoms appeared:	Further development of symptoms (t = sympt. extended up to top of the plant)	Re-isolation of Verticillium	Controls			
							No.	Condition	No. of wounded stems	Condition of the wounded stems
Prunus Mahaleb		May 22	2	June 13: 1 st.	June 22 : 2 st. (1 : t) July 25 : non-inocul. st.	+ July 25 + non-inocul. st.: July 25	1	healthy	1: May 22	healthy
Lupinus polyphyllus		May 22	2	June 13: 1 „	June 22 : 2 st. (1 : t) July 25 : non-inocul. st.		1	„	1: „	„
Aconitum Napellus	*Verticillium Dahliae*	May 22	2	June 13: 2 „	June 22 : 2 st. : t. July 25 : non-inocul. st.	+ July 25	1	„	1: „	„
Phlox decussata		May 22	2	June 13: 1 „	June 22 : 2 st. (1 : t) July 25 : non-inoculated st.	+ June 28 (wilted st.) + non-inocul. st. : July 25	1	„	1: „	„
Papaver Rhoeas		May 22	2	June 13: 1 „	June 22 : 2 st. : t	+ July 10	1	„	1: „	Some stems wither owing to underground damage
Solanum tuberosum		May 22	2		June 8 : 1 st. broken June 22 : 2 st. : t July 25 : non-inocul. st.	+ June 8 (apical part)	1	„		
Solanum tuberosum		May 23	2		June 22 : 2 st. July 25 : non-inocul. st.	+ July 25	1	„		
Solanum Lycopersicum	*Verticillium alboatrum*	May 23	2		June 22 : 2 st. July 25 : non-inocul. st.	+ July 25 + non-inocul st.: Sept. 4	1	„		
Cucumis sativus		May 23	1		June 22 : 1 st. Aug. 2 : non-inocul. st.	+ Aug. 12	1	„		
cherry		May 23	2		June 22 : 2 st. Aug. 2 : non-inocul. st.	+ July 25 (under inocul.)	1	„	1: May 22	healthy

TABLE XVII. — *Phlox decussata* Hort. *inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated stems	First symptoms appeared:	Further development of symptoms (t = sympt. extended up to top of the plant)	Re-isolation of Verticillium	Controls			
							No.	Condition	No. of wounded stems	Condition of the wounded stems
Prunus Mahaleb		June 7	2		July 25 : 2 st. : ± t Aug. 2 : 4 non-inocul. st.	+ July 25	1	healthy		
Lupinus polyphyllus		June 2	2	June 22 : 1 st.	July 25 : 2 st.	+ „ „	1	„	2 : June 2	healthy
Aconitum Napellus		June 3	2	June 28 : 1 „	July 3 : 2 st. July 25 : 2 st. : ± t	+ „ „	1	„		
Phlox decussata	*Verticillium Dahliae*	June 3	2	June 28 : 2 „	July 25 : 2 st. : ± t Aug. 2 : non-inocul. st.	+ July 25 + non-inocul. st.: Aug. 24	1	„		
Papaver Rhoeas		June 3	2	June 22 : 2 „	July 25 : 2 st. : ± t Aug. 2 : 2 non-inocul. st.	+ July 26 + non-inocul. st.: July 26	1	„	1 : June 2	„
Solanum tuberosum		May 30	2	June 28 : 1 „	July 3 : 2 st. July 25 : 2 st. : ½ t	+ Aug. 12	1	„	1 : „ „	„
Solanum tuberosum		May 30	2	June 22 : 1 „ June 28 : 2 „	July 25 : 2 st. : t July 25 : non-inocul. st.	+ July 26 + non-inocul. st.: July 26	1	„	1 : „ 3	„
Solanum Lycopersicum: sand + leaf-mould	*Verticillium albo-atrum*	June 7	2	July 3 : 2 „	July 25 : 2 st. : t July 25 : non-inocul. st. Aug. 2 : 5 non-inocul. st.	+ July 26 + non-inocul. st.: Aug. 24.	1	„		
Cucumis sativus		June 6	2	July 3 : 2 „	July 25 : 2 st. : ± t	+ July 26	1	„	1 : June 2	„
cherry		May 30 and June 15 [1]	2 + 2	June 28 : 1 „	July 25 : 3 st. : ± t	+ „ „ [1]	1	July 3 : healthy July 25 : 2 stems doubtful		

[1] Inoculation with Verticillium ("Meikers" : VIII 12).

TABLE XVIII. — *Solanum tuberosum L. inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated stems	First symptoms appeared:	Further development of symptoms	Re-isolation of Verticillium	Controls			
							No.	Condition	No. of wounded stems	Condition of the wounded stems
Prunus Mahaleb	*Verticillium Dahliae*	May 26	4	June 22 : 2 st.	July 26 : 3 st.	+ Aug. 12	1	July 26 : 1 stem doubtful	1	
Lupinus polyphyllus		May 26	4	June 28 : 2 st.	July 26 : 4 st.	+ Aug. 12	1	Aug. 25 : doubtful	1	
Aconitum Napellus		May 27	4	June 8 : 1 st.	July 26 : 3 st.	+ Aug. 12	1	July 26 : highly suspicious	1	
Phlox decussata		May 27	4	June 22 : 1 st.	July 26 : 2 st.	+ Aug. 12	1	healthy	1	healthy
Papaver Rhoeas		May 27	4	June 22 : 1 st.	July 26 : 2 st.	+ Aug. 12	1	„	1	„
Solanum tuberosum		May 27	4	June 22 : 1 st.	July 3 : 3 st. July 26 : 3 st.	+ Aug 12	1	„	1	„
Solanum tuberosum	*Verticillium albo-atrum*	May 27	4	June 8 : 2 st. June 22 : 3 st.	July 3 : 4 st.	+ Aug. 12	1	„	1	„
Solanum Lycopersicum		May 27	4	June 8 : 2 st.	July 26 : 4 st.	+ Aug. 12	1	„	1	„
Cucumis sativus		May 27	3		June 22 : 2 st. July 26 : 3 st.	+ Aug. 12	1	„	1	„
cherry		May 27	3		June 22 : 3 st.	+ Aug. 12	1	„	1	„

TABLE XIX. — *One-year-old cherry seedlings inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated plants	First symptoms appeared:	Further development of symptoms	Re-isolation of Verticillium	Controls
Prunus Mahaleb	*Verticillium Dahliae*	June 2	2	June 28 : 1 + 0 pl.	Sept. 20 : diseased seedling died off	+ July 24	Cf. p. 49
Lupinus polyphyllus		June 2 and 24	2 + 2	June 28 : 1 + 0 „		+ June 30	
Aconitum Napellus		June 3 and 24	2 + 2	July 11 : 0 + 1 „			
Phlox decussata		June 3 and 24	2 + 2	July 11 : 0 + 2 „			
Papaver Rhoeas		June 3 and 24	2 + 2	June 28 : 1 + 0 „ July 11 : 1 + 1 „			
Solanum Lycopersicum	*Verticillium albo-atrum*	June 6 and 26	2 + 2	June 28 : 2 + 0 „ July 11 : 2 + 2 „	Sept. 20 : 2 seedlings died entirely and 1 at the top	+ June 30 + July 24 + Aug. 5	Cf. p. 49
Cucumis sativus		June 6	2	June 28 : 2 „		+ July 13 (apical part = ± 48 cm. above inocul.) + July 24	

TABLE XX. — *Solanum Lycopersicum Trn. inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated plants	No. of plants showing Verticilliosis June 29	Condition on Aug. 25	Re-isolation of Verticillium	Controls	
							No. of wounded plants	Condition of the wounded plants
Prunus Mahaleb		June 2	2	2	2 slightly affected	+ Sept. 14	5 : June 2	Aug. 25 : 6 pl. healthy, 2 pl. show many yellow leaves
Lupinus polyphyllus		June 2 and 17	2 + 2	1 + 2	4 „ „ ..		3 : July 1	
Aconitum Napellus	*Verticillium Dahliae*	June 3 and 17	2 + 2	1 + 0	3 slightly and 1 seriously affected (the latter already diseased June 29)	+ „ 14		
Phlox decussata		June 3 and 17	2 + 2	2 + 0	2 + 1 slightly affected 1 more seriously affected	+ „ 14		
Papaver Rhoeas		June 3 and 17	2 + 2	0 + 0	1 + 1 slightly affected	+ „ 14		
Solanum tuberosum		May 30	2	2	2 slightly affected	+ „ 20		
Solanum tuberosum		May 30 and June 17	2 + 2	2 + 0	4	+ Sept. 14		
Solanum Lycopersicum [1]	*Verticillium albo-atrum*	June 6	2	1	2	+ „ 20		
Cucumis sativus		June 6	2	1	2	+ „ 14		
cherry		May 30 and June 14 [2]	2 + 2	1 + 0	3 (fourth plant broken)	+ „ 14		

[1]) Isolated May 29, 1922.

[2]) „ from "Meikers" VIII 12.

TABLE XXI. — *Cucumis sativus L. inoculated in 1922 with Verticillium cultures from different sources.*

Verticillium isolated from:	Verticillium species	Date of inoculation	No. of inoculated plants	No. of plants showing Verticiliosis July 3	Further development of symptoms	Re isolation of Verticillium	Controls	
							No. of wounded plants	Condition of the wounded plants
Prunus Mahaleb		June 6	2	0	Aug 24 : —	— Sept. 4	5 : June 8	July 3 : healthy
Lupinus polyphyllus		„ 7 and 17	2 + 2	0 + 0 [3]	Aug 24 : — 1 pl. shows some symptoms on July 25, but re-isolation Sept. 4 neg.	— „ 4	2 : July 1	Aug. 24 : healthy
Aconitum Napellus	*Verticillium Dahliae*	„ 7 and 17	2 + 2	0 + 0 [3]	July 18 : 3 pl. —	— „ 4		
Phlox decussata		„ 7 and 17	2 + 2	0 + 0 [3]	„ 18 : 3 „ —	— „ 4		
Papaver Rhoeas		„ 7 and 17	2 + 2	0 [3] + 0 [3]	„ 18 : 2 „ —	— „ 4		
Solanum tuberosum		„ 7	2	0	Aug. 24 : —	— „ 4		
Solanum tuberosum		June 7 and 17	2 + 2	2 + 2	Aug. 24 : 1 pl. died off at the top „ 24 : 1 pl. died entirely and 1 pl. at the top	+ July 25		
Solanum Lycopersicum [1]	*Verticillium albo-atrum*	„ 6	2	2	„ 24 : 1 pl. died off at the top	+ „ 25		
Cucumis sativus		„ 6	2	2		+ „ 25		
cherry		„ 6 and 14 [2]	2 + 2 [2]	1 [3] + 2	„ 24 : one of the last inoculated pl. died off	+ „ 25		

[1] Isolated May 29, 1922.

[2] Inoculation with Verticillium ("Meikers" VIII 12).

[3] One plant wounded too severely.

TABLE XXII. — *Soil cross-inoculations in 1923.*

Verticillium species	Inoculated plants	Date of inoculation	No. of inoculated plants	Results	First symptoms appeared :	Re-isolation of Verticillium	Controls	
							No.	Condition
V. Dahliae	*Lupinus polyphyllus*	March 14 and 15	8	+ 4 (50 %)	Early in July	+ 2	7	healthy
V. albo-atrum	„ „	March 14 and 15	6	+ 4 (67 %)	Early in July	+ 2		
V. Dahliae	*Phlox decussata*	March 14, 15 and 26	8	+ 6 (75 %)	July, Aug. and Sept.	+ 4	7	healthy
V. albo-atrum	„ „	March 14, 15 and 26	6	+ 6 (100 %)	July, Aug. and Sept.	+ 3		
V. Dahliae	*Solanum tuberosum*	April 3	6 [1]	+ 6 (100 %)	July and Aug.	+ 3	6	healthy
V. albo-atrum	„ „	April 3	6	+ 6 (100 %)	July	+ 3		
V. Dahliae	*Solanum Lycopersicum*	April 27	8	+ 2 (?)	Aug.	+ 1	4	healthy
V. albo-atrum	„ „	April 27	6	+ 6 (100 %)	May	+ 3		
V. Dahliae	*Cucumis sativus*	April 26	8	— 8 (0 %)		— 4	4	healthy
V. albo-atrum	„ „	April 26 and 27	6	+ 6 (100 %)	May and July	+ 2		

1) The inoculations with Verticillium (Phlox decussata) are not mentioned on account of the natural infection of the control plant.

CHAPTER VII. — ECOLOGY.

§ 1. DROUGHT.

Verticillium-wilt is most prevalent in dry periods as has also been stated by Pethybridge: 1916*b*, by Van der Lek: 1918*a*, *b* and by Haenseler: 1922.

Some pot-experiments with the potato variety "Eigenheimer", inoculated at the stem base with *Verticillium albo-atrum* or *V. Dahliae* (potato) were arranged as follows. One set of plants was kept moist under glass, a second set was watered every day, and a third was placed under a penthouse and kept as dry as possible. It appeared that the development of the disease was much more rapid in drought, and that under very moist conditions the plants suffered but little from the disease.

Klebahn (1913) observed that in an affected dahlia plant, placed under a glass-jar in order to get conidiophores, the decay of the leaves was retarded several days.

§ 2. TEMPERATURE.

Bewley's observations (1920 and 1922) in commercial tomato houses showed that temperatures between 15,6° C. and 24° C. with an optimum of 21,1°—22,8° C. are favourable to the rapid progress of Verticillium-wilt. Below 15,6° C. and above 24° C. it is exceedingly slow, while suitable shading partially counteracts the effect of low temperatures. Bewley finds as minimum, optimum, and maximum temperatures for growth of the strains of Verticillium (tomato) in pure culture: 4,4° C., 23,3° C. and 30° C., Chaudhuri (1923): 10° C., 22,5° C., and 30° C. It will be seen that the optimum temperature for infection coincides approximately with that for growth in pure culture.

§ 3. ACIDITY OF THE SOIL.

The influence of the acidity of the soil on the course of Verticillium-wilt was studied in the experimental plots at Spitsbergen (Groningen), employed by the Governmental Research Station of Agriculture at Groningen for a number of years. [1])

In 1923 three rows of potatoes of the variety "Eigenheimer" were planted on 10 plots of different acidity (P_H 4,4—6,6):

No. 1—60 were tubers with discoloured vascular bundles, derived from Verticillium-diseased plants.

No. 61—120 were inoculated by adding to each of them, at the

[1]) Author expresses her great indebtedness to the Director Ir. J. Hudig for his kindness in putting a strip of the experimental plots at "Spitsbergen" at her disposal.

time of planting, a quantity of pure culture of *Verticillium albo-atrum* (potato) cultivated on a medium of chopped potato.

N°. 121—180 were controls.

A distinct difference was to be observed in the condition of the plants in the various plots, but the development of the disease was the same.

CHAPTER VIII. — CONTROL.

In conclusion we have to consider the difficult question of control. Difficult on account of the ability of the fungus to live saprophytically in the soil, and to resist frost and drought. The fact that the fungus seems to spread in the soil adds to this difficulty.

For studying the rate at which the disease spreads, the experimental plots at "Spitsbergen" were used, the soil of which is not naturally infested with Verticillium, since in 1923 no wilting was observed among the potato crop, except the two rows mentioned above. In 1924 four rows of healthy "Eigenheimers" were planted 50 cm. apart, so that the second row coincided with the inoculated one of 1923 (soil inoculation). On Aug. 1924 were affected of:

the	1st	row	: 48 %	of	the	plants,
„	2nd	„	: 65 %	„	„	„
„	3rd	„	: 30 %	„	„	„
„	4th	„	: 21 %	„	„	„

Hence Verticillium had spread at least 1 m. in the course of a year. Whether this extension is only due to growth of the fungus or to transmission through tilling and animals living in the soil, is undecided.

§ 1. PREVENTIVE MEASURES.

All possible infection of the grounds should be scrupulously avoided. Soil of tomato or cucumber houses in which Verticillium-wilt occurs, should not be thrown into a cherry orchard. Tomato plants from nurseries where the soil is badly infected, should not be utilized. Grounds infested with Verticillium should not be used for planting cherry orchards or building tomato houses. Tubers and root-stocks, cuttings and grafts of Verticillium-diseased plants should be avoided.

Pethybridge (1917) tried to kill the fungus in potato tubers by heating in an incubator with a definite temperature of 46° C. From affected tubers that had been heated at this temperature of 46° C. (44½° C. internally) for 20 hours, healthy plants were

raised, but 3 of the 5 plants were somewhat smaller than the others.

When only a few centres of infection are present, it may prove useful to destroy the affected plants with the surrounding soil. In general it is to be recommended to burn all the diseased material.

§ 2. CULTURAL METHODS.

A proper course of rotation of crops should be followed and potatoes should not be cultivated for successive seasons on the same land. Particularly in cherry orchards it is advisable to be careful not to infect the soil with the potato inter-crop.

If the soil in a field is badly infested with Verticillium those plants should be cultivated which are probably not susceptible to Verticillium-wilt, i. e. those not mentioned in Table III. As soon as Verticillium-wilt appears in tomato houses, it is advisable according to Bewley (1920, 1922) to raise the temperature until the average day and night temperature is above 25° C., and to cover the glass with a light dressing of whitewash. Wilted plants recovered when the temperature had been raised to 25° C. and the plants were shaded. When the plants were exposed to the higher temperature for 75 days, they retained their turgidity for 30 days at a temperature favourable to wilting.

§ 3. STERILISATION OF THE SOIL.

In general soil can be sterilized by heating and disinfected by chemical agents.

Chaudhuri (1923) states that Verticillium (tomato) is killed by exposing a pure culture of this fungus to a temperature of 52°—54° C. for ten minutes. In author's experiments the soil was sterilized by boiling. In greenhouses steam sterilisation may be applied, this method is, however, rather expensive.

So far no conclusive results have been reached with chemical agents.

§ 4. DISEASE-RESISTANT VARIETIES.

Finally the question may be raised whether it is possible to cultivate plant varieties immune to Verticillium-wilt.

Bewley (1920, 1922) draws attention to resistant varieties of tomatoes.

Wollenweber (1922) expresses the opinion that what has succeeded for *Citrullus vulgaris*, cotton, Vigna, and cabbage with respect to Fusariosis, must also be attainable for potatoes with regard to Verticillium-wilt. Some fairly resistant varieties are enumerated by this author.

In 1916 and 1917 Jagger & Stewart (1918) raised all obtainable strains and varieties of cultivated eggplants on a field severely infested with Verticillium (eggplant), with the result that every plant exhibited the symptoms of the disease.

Author's observations: the varieties of tomatoes "Ailsy Graig" and "Tuckwood" in the "Westland" suffer both from Verticilliosis, at Wageningen the disease was found among 26 varieties of potatoes. It was already to be inferred from the cross-inoculations discussed in Chapter VI that a strain of *Verticillium albo-atrum* or of *Verticillium Dahliae* is not confined to one host plant, but can attack a number of others differing in species, genus, family, order or subclass.

In this respect the species of Fusarium, which in hotter regions give rise to the so-called wilt diseases (tracheomycoses), behave quite differently. These fungi are highly specialized in their adaptation to hosts (Orton: 1913, Wollenweber: 1913*a*); cross-inoculations had only a positive result in one or two plant species (Harter & Field: 1914, Carpenter: 1918, Taubenhaus: 1920). According to Orton (1913) the Fusarium strains or species seem to be analogous to the biological strains of Puccinia and Erysiphe in the strict specialisation in their adaptation to hosts, added to their close morphological resemblance and common geographical distribution.

Vavilov (1918) speaking of the prevalence of resistance among varieties of plants states as first regularity that the existence of immune varieties among a botanic species and genus is determined by the specialisation of a parasite. According to this author a closely defined specialisation, restricted to one or some closely related species, is as a rule accompanied with differences in reaction of a parasite on variety-peculiarities.

It is therefore obvious that for the so greatly specialized group of the Fusaria, resistant varieties could be found. Important results have already been attained in this direction (Jones & Gilman: 1915, Jones, Walker & Tisdale: 1920, Gilbert: 1921, Bolley: 1904).

According to Vavilov (1918) the chance of finding resistant varieties is the smaller, the feebler the specialisation of a parasite is on genera and species of hosts. If a fungus does not distinguish species-peculiarities, there is little probability that it will react on the less sharp morphological and physiological variety differences falling within the limits of a botanic species.

A priori the study of the problem of resistance gives less reason to expect success in controlling Verticillium-wilt than this was the case with Fusariosis.

SUMMARY.

1. The tracheo-mycosis caused by Verticillium, a common disease of different plants in the cooler regions of Europe and America, is observed in the following new hosts in Holland:

the cultivated herbaceous plants:

Papaver Rhoeas L., *Eschscholzia californica* Cham., *Phlox Drummondii* Hook, *Aster chinensis* L., *Aconitum Napellus* L., *Papaver orientale* L., *Malva Alcea* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Phlox decussata* Hort., *Antirrhinum majus* L., *Monarda didyma* L., *Campanula macrantha* Fisch., *Dahlia variabilis* Desf., *Gnaphalium margaritaceum* L., *Chrysanthemum indicum* Cass.,

the woody plants:

Ribes grossularia L. (gooseberry), *Ribes nigrum* L. (black currant), *Ribes sanguineum* Pursh., var. *Lombartii, Prunus Cerasus austera* Ehrh. (morello), *Prunus Mahaleb,* the cherry varieties "Meikers", "Bieskers", "Spaansche kers", "Eysdensche kers", "Hedelfinger Riesen", *Daphne Mezereum* L., *Syringa vulgaris* L. (lilac), *Sambucus racemosa* L.,

the weeds:

Urtica urens L., *Chenopodium album* L., *Solanum nigrum* L., *Erigeron canadensis* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *Senecio vulgaris* L.

2. Two Verticillium species were isolated:

Verticillium albo-atrum Rke & Berth.

from the cherry varieties "Meikers", "Bieskers", "Spaansche kers", "Eysdensche kers", and from cucumber,

Verticillium Dahliae Kleb.

from the other hosts mentioned, and from melon, sugar beet, *Ribes rubrum* L. (red currant) and *Rhus typhina* L.

Both Verticillium species were found in potato and tomato.

3. *Verticillium albo-atrum* and *Verticillium Dahliae* differ, besides in their resting stage, in:

rate of development after germination of the spores,

mode of growth in pure cultures,

size of the spores.

4. *Verticillium albo-atrum* enters the uninjured rootlets of potato and cucumber by piercing the developed cell wall protuberances of the host cells.

5. *Verticillium albo-atrum* and *Verticillium Dahliae* cultivated in pure cultures on sand, clay and a mixture of leaf-mould and sand resisted drought and exposure to frost for 26 periods of twenty-four hours and 22 nights, during which time a minimum temperature of — 12° C. was reached twice. Stem inoculations

proved that the fungi had not lost their virulence after hibernation.

6. Wilting and dropsy of red currant bushes were artificially produced by inoculating the branches with Verticillium Dahliae.

7. Verticilliosis of lilac, found inter alia in some nurseries at Aalsmeer, was artificially produced by means of stem inoculations with *Verticillium Dahliae* isolated from a diseased plant.

8. With regard to the external symptoms of the Verticilliosis of cherry trees two stages of the disease may be distinguished:

a. the tree shows wilting in the year of attack,

b. the tree has a languishing appearance (no vigorous growth, thin foliage, dead twigs) after the year of attack.

9. Cross-sections of trunk, branches and roots of a diseased cherry tree exhibit, along one or more annual rings, a continuous or non-continuous series of brown stipples, situated chiefly in the spring wood. The wood inside this brown ring may be discoloured either entirely or partially; this is often the case at the base of the branches and of the roots, and in the trunk. The browning of a definite annual ring was traced in longitudinal direction as far as into the two-year-old shoots.

10. *Verticillium albo-atrum* could be cultivated from the wood of the brown rings and series of stipples, and from the vessels at the border of the central brown spot.

11. The browned wood contains wound-gum, thyloses, and mycelium within the vessels.

12. Stem and root inoculations made on one-year-old cherry seedlings in May and June with *Verticillium albo-atrum* (cherry) and (potato), and with *Verticillium Dahliae* (potato) had positive results.

13. In one of the cherries *Verticillium albo-atrum* (potato) had advanced 61 cm. in 19 days.

14. Potatoes cultivated as inter-crop in a cherry orchard may be a source of infection for the trees. *Verticillium albo-atrum* was isolated from some potatoes growing under the trees.

15. Stem-, root-, and soil inoculations performed on one-year-old cherry seedlings with *Verticillium albo-atrum* (cherry) and (potato) on different dates from Febr. 15—Sept. 22 taught that the stem- and root inoculations made in May and June and the soil inoculations made before the middle of May produced the disease.

16. A few of the cherry seedlings died in the year of inoculation, the others showed the second stage of disease or looked healthy after the year of attack.

17. Two seasons after the year of inoculation (1922) most of the trees showed a browning of annual ring 1922, which could often be followed into shoot '22 of the main stem and of the lower lateral branches, the shoots of '23 and '24 being healthy. Verticillium was re-isolated from the affected wood of 1922.

18. In some cherry seedlings in pots with inoculated soil the browning of the wood was not confined to annual ring 1922. Most probably the trees were re-infected after 1922 by the inoculated soil.

19. Unless the roots of a not severely infected cherry tree are infected anew, the wood cylinders of the following years remain healthy and the tree may outgrow the disease.

20. Cross-inoculations with *Verticillium albo-atrum* and with *Verticillium Dahliae* isolated from different hosts had positive results in *Aconitum Napellus, Lupinus polyphyllus, Phlox decussata,* potato, one-year-old cherry seedlings and tomato. Cucumber proved to be susceptible only to *Verticillium albo-atrum.*

LITERATURE CITED.

ADERHOLD, RUD., 1903. Ueber das Kirschbaumsterben am Rhein, seine Ursachen und seine Behandlung.
Arb. Biol. Abt. f. Land- und Forstw., 3 : 309—363, 3 Taf., 7 Textfig.

ADERHOLD, 1907. Über eine Trombose der Johannis- und Stachelbeere.
Mitt. Kais. Biol. Anst. f. Land- u Forstw., 4 : 26—27.

ANONYMOUS, 1924. Survey of the prevalence of plant diseases in the Dominion of Canada. 1923.
Fourth Ann. Rept. Canada Dept. of Agric., Exper. Farms Branch, 125 pp., 1924.
Abstr. in Rev. appl. Myc., 1924, 3^8 : 441—443.

BARY, A. DE, 1870. In Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, 3 Reihe : II Erysiphe : 23—52, 3 Taf.

BERKELEY, G. H. and JACKSON, A. B., 1924. Blue stem of red and black raspberry. (Abstract.)
Phytopathology, 14^7 : 347—348.

BEWLEY, W. F., 1920. Exp. and Res. Sta. Cheshunt, 6th ann. report: 26—44.

BEWLEY, W. F., 1922. "Sleepy disease" of the tomato.
Ann. appl. Biol., 9^2 : 116—133, 4 pl.

BOLLEY, H. L., 1904. The work on flax.
North Dakota Sta. Rpt., pt 1 : 64, 65, 3 pl.

BROWN, NELLIE A., 1914. A snapdragon wilt due to Verticillium.
Phytopathology, 4^3 : 217.

CARPENTER, C. W., 1914. The Verticillium wilt problem. (Abstract.)
Phytopathology, 4^6 : 393.

CARPENTER, C. W., 1918. Wilt diseases of Okra and the Verticillium-wilt problem.
Jour. Agr. Res., 12^9 : 529—546, 12 pl.

CHAUDHURI, H., 1923. A study of the growth in culture of Verticillium albo-atrum, B et Br.
Ann. Bot., **37**[147] : 519—539, 12 fig.

COLLEY, R. H., 1924. The maple wilt.
Wis. Dept. Agr. Bul. 52 (1922) : 76—78, 2 fig.
Abstr. in Exp. Sta. Rec. **51**[1] : 52—53 (Orig. not seen).

CZARNECKI, HELEN, 1923. Studies on the so-called black heart disease of the apricot.
Phytopathology, **13**[5] : 216—224, 1 pl., 4 fig.

DALE, ELIZABETH, 1912. On the fungi of the soil.
Annales Mycologici, **10** : 452—477, 6 pl.

DASTUR, JEHANGIR FARDUNJI, 1920. The mode of infection by smut in sugar-cane.
Ann. Bot., **34**[135] : 391—397, 10 fig.

DUCOMET, V., 1908. Une nouvelle maladie de la pomme de terre: la „Dartrose".
Recherches sur quelques maladies des Pl. cult., Extr. des Ann. de l'E. nat. d'Agr. de Rennes, **2** : 24—47, 11 fig.

EDSON, H. A. and SHAPOVALOV, M., 1920. Temperature relations of certain potato-rot and wilt-producing fungi.
Jour. Agr. Res., **18**[10] : 511—524, 9 fig.

GILBERT, W. W., 1921. Cotton diseases and their control.
Farmers' bull. U. S. Dep. Agr. 1187 : 3—9.

GREGORY, C. T., 1915. Studies on Plasmopara viticola.
Off. report of the session of the intern. congress of viticulture, P. P. I. E., San Francisco, California : 5—7.

GUÉGUEN, M. F., 1906. Acrostalagmus Vilmorinii n. sp., Mucédinée produisant une maladie à sclérotes du collet des Reines-Marguerites.
Bull. trimestriel de la Soc. mycol. de France, **22** : 254—264, 1 pl., 5 fig.

HAENSELER, C. M., 1922. A new peach wilt disease. (Abstract.)
Phytopathology, **12**[1] : 56—57.

HAENSELER, C. M., 1923. Studies on eggplant wilt.
New Jersey Stas. Rpt. 1921 : 469—472.
Abstr. in Exp. Sta. Rec., **48**[4] : 347 (orig. not seen).

HARTER, L. L. and FIELD, ETHEL C., 1914. The stem-rot of the sweet potato (Ipomoea batatas).
Phytopathology, **4**[4] : 279—304, 3 pl., 2 fig.

HOCKEY, J. F., 1924. Blue stem of the black raspberry.
15th Ann. Rept. Quebec Soc. Prot. Plants, 1922—1923 : 92—93, 1923.
Abstr. in Rev. appl. Myc. **3**[3] : 142 (Orig. not seen).

HOOK, JAMES M. VAN, 1904. Diseases of ginseng.
Cornell University Agr. Exp. Sta. Bul. 219 : 168—174.

JAGGER, I. C. and STEWART, V. B., 1918. Some Verticillium diseases.
Phytopathology, **8**[1] : 15—19.

JONES, L. R. and GILMAN, J. C., 1915. The control of cabbage yellows through disease resistance.
Agr. exp. sta. of the University of Wisconsin, Res. Bull. **38** : 1—70, 23 fig.

JONES, L. R., WALKER, J. C. and TISDALE, W. B., 1920. Fusarium resistant cabbage.
Agr. exp. sta. of the University of Wisconsin, Res. Bull. **48** : 3—34, 10 fig.

KLEBAHN, H., 1913. Beiträge zur Kenntnis der Fungi imperfecti. I. Eine Verticillium-Krankheit auf Dahlien.
Mycolog. Centralbl., 3^2 : 49—66, 15 Textbild.

LAWRENCE, W. H., 1912. Blue stem of the black raspberry.
Wash. Agr. Exp. Sta. Bull. 108.

LEK, H. A. A. VAN DER, 1918: *a*. Onderzoekingen over tracheomycosen: de verticilliose van den komkommer.
Med. Landb. hoogeschool, **15** : 1—45, 6 pl.

LEK, H. A. A. VAN DER, 1918: *b*. Over de z.g. „Verwelkingsziekten" in het bijzonder die, welke door Verticillium alboatrum veroorzaakt worden.
Tijdschr. over Plantenziekten, **24** en **25** : 17—52, 4 pl.

LINDFORS, THORE., 1917. Om vissnesjuka hos gurkor förorsakad av Verticillium alboatrum Rke & Berth.
Meddelande Nr. 159 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet.
Botaniska avdelningen, **13** : 3—12, 3 fig.
Resumé : 13—14.

ORTON, W. A., 1913. The development of disease resistant varieties of plants.
IVe conférence internationale de génétique, Paris, 1911, comptes rendus et rapports, 1913, p. 247—261, 9 fig.

ORTON, W. A., 1914. Potato wilt, leaf-roll and related diseases.
Bull. U. S. Dep. Agr., **64** : 16—18.

PETHYBRIDGE, GEO. H., 1916 : *a*. The Verticillium disease of the potato.
Sc. Proc. Royal Dublin Soc. 15^7 : 63—90, 2 pl.

PETHYBRIDGE, GEO. H., 1916 : *b*. Investigations on potato diseases.
Dep. Agr. and Techn. Instr. f. Ireland, 7th report : 22—26. (Repr. from Dep's Journ., 16^4).

PETHYBRIDGE, GEO. H., 1917. Investigations on potato diseases.
Dep. Agr. and Techn. Instr. f. Ireland, 8th report : 11—12. (Repr. from Dep's Journ., 17^4).

PÖTSCHKE, A., 1923. Über das Schwarzwerden des Meerrettichs.
Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstw., 11^4 : 337—338.

PRITCHARD, F. J. and PORTE, W. S., 1921. Collar-rot of tomato.
Jour. Agr. Res. 21^3 : 179—184, 5 pl.

QUANJER, H. M., 1916. Aard, verspreidingswijze en bestrijding van phloeemnecrose (bladrol) en verwante ziekten.
Med. Rijks Hoogere Land-, Tuin- en Boschbouwschool, **10** : 1—138, 12 pl.

RANKIN, W. H., 1914. Thrombotic disease of maple. (Abstract.)
Phytopathology, 4^6 : 395.

REINKE, J. und BERTHOLD, G., 1879. Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze.
Untersuch. aus dem Bot. Lab. der Univ. Göttingen : 67—96. Verl. von Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin.

SCHOEVERS, T. A. C., 1922. Ziekten en beschadigingen van tomaten.
Versl. en Med. Plantenziektenk. Dienst te Wageningen, **26** : 6—9

SMITH, GRANT, 1900. The haustoria of the Erysipheae.
Bot. Gaz., 29^3 : 153—181, 2 pl.

SPIECKERMANN, A., 1910. Beiträge zur Kenntnis der Bakterienring- und Blattrollkrankheiten der Kartoffelpflanze.
Jahresber. Ver. angew. Bot., **8** : 1—19.

SPIECKERMANN, A., 1913. Zur Kenntnis der in Deutschland auftretenden Gefäszkrankheiten der Kartoffelpflanze.
Landwirtsch. Zeitung **3** : 680—682.

STEVENS, F. L., 1922. The Helminthosporium foot-rot of wheat, with observations on the morphology of Helminthosporium and on the occurrence of saltation in the genus.
State of Illinois Dep. of Registr. and Ed. Div. of Nat. Hist. Survey, Bull. 14^5 : 128—136.

STÖRMER, K., 1909. Obstbaumsterben und Kartoffelblattrollkrankheit.
Jahresber. Ver. angew. Bot., **7** : 119—170, 1 pl., 16 fig.

TAUBENHAUS, J. J., 1920. Wilts of the watermelon and related crops.
Texas Agr. Exp. Sta. Bull. 260 : 3—50, 16 fig.

TEMME, F., 1885. Ueber Schutz- und Kernholz, seine Bildung und seine physiologische Bedeutung.
Landwirtsch. Jahrb., **14** : 465—483, 2 Taf.

VAVILOV, N., 1918. Immunity of plants to infectious diseases, Mockba (Russian; English Resumé).
Versl. en Med. Plantenziektenk. Dienst Wageningen, **27** : 61—62, 1922.

WEIMER, J. L., 1923. Two diseases of udo (Aralia cordata Thunb.).
Jour. Agr. Res., 26^6 : 276—278.

WESTERDIJK, JOH^a, 1916. Kersenziekte te Uden.
Jaarverslag 1916 Phytopath. Lab. „Willie Commelin Scholten" : 8—10.

WESTERDIJK, JOH^a, 1917. Een Verticilliumziekte der suikerbieten.
Jaarverslag 1917 Phytopath. Lab. „Willie Commelin Scholten" : 8—10.

WESTERDIJK, JOH^a. & VAN LUYK, A., 1924. Über einige Gefässkrankheiten.
Med. Phytopath. Lab. „Willie Commelin Scholten", **8** : 48—50, 3 fig.

WHETZEL, H. H. and ROSENBAUM, J., 1912. The diseases of ginseng and their control.
U. S. Dep. Agric. Bureau of plant industry, Bull. 250 : 24—26.

WHETZEL, H. H., ROSENBAUM, J., BRANN, J. W. & MC. CLINTOCK, J. A., 1916. Ginseng diseases and their control.
Farmers' Bull., Wash., 736 : 7—8.

WOLLENWEBER, H. W., 1913 : *a.* Pilzparasitäre Welkekrankheiten der Kulturpflanzen.
Ber. der Deutsche Bot. Gesellsch., **31** : 17—34.

WOLLENWEBER, H. W., 1913 : *b.* Studies on the Fusarium problem.
Phytopathology, 3^1 : 24—48, 1 pl., 1 fig.

WOLLENWEBER, H. W., 1922. Tracheomykosen und andere Welkekrankheiten nebst Aussichten ihrer Abwehr.
Angew. Bot., 4^1 : 1—14.

ZIMM, L. A., 1918. A wilt disease of maples. (Abstract.)
Phytopathology, 8^2 : 80—81.

245
EXD.

PRIJS f 7,—

MEDEDEELINGEN VAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL
TE WAGENINGEN (NEDERLAND)

ONDER REDACTIE VAN EEN COMMISSIE
UIT DEN SENAAT
SECRETARIS PROF. DR. G. GRIJNS

DEEL 28
VERHANDELING 1

OVER DE WORTELVORMING VAN HOUTIGE STEKKEN

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

DOOR

H. A. A. VAN DER LEK

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN

EXD.

PRIJS f 3,75

MEDEDEELINGEN VAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL
TE WAGENINGEN (NEDERLAND)
ONDER REDACTIE VAN EEN COMMISSIE
UIT DEN SENAAT
SECRETARIS PROF. DR. G. GRIJNS

DEEL 28
VERHANDELING 2

VERTICILLIUM-WILT OF HERBACEOUS AND WOODY PLANTS

BY

J. H. H. VAN DER MEER

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN